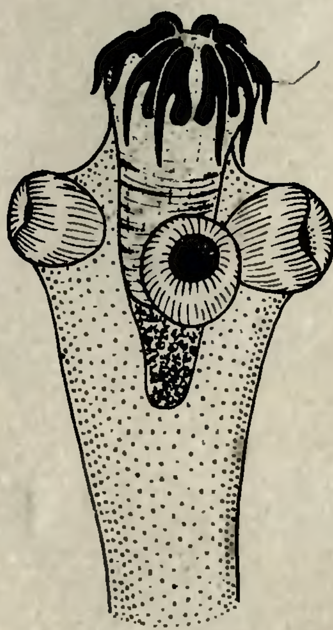
VISIT…

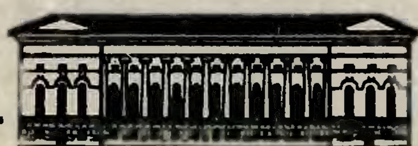
LANZAROTE
Caliente.COM

ISSN 0206—0477

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФАУНИСТИКА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ





АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 155

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФАУНИСТИКА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Под редакцией О. Н. Бауера

ЛЕНИНГРАД
1986

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE

Vol. 155

MORPHOLOGY, SYSTEMATICS AND FAUNISTICS OF PARASITIC ANIMALS

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР

О. А. Скарлато

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), *Л. Я. Боркин* (зам. редактора), *Ю. С. Балашов, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицин, И. М. Фокин, С. Я. Цалолихин*

Рецензенты

Ю. В. Мамкаев, А. В. Успенская

В сборнике помещены оригинальные статьи по морфологии, биологии, систематике и фаунистике различных групп паразитических животных (простейшие, паразитические черви, паразитические ракообразные) из разных групп хозяев (рыбы, птицы, рукокрылые, водные беспозвоночные, растения). Ряд работ выполнен с использованием электронной микроскопии и других современных методов.

М $\frac{2001600000-16}{055(02)3-86}$ Без объявления

© Зоологический институт АН СССР, 1986

ПРЕДИСЛОВИЕ

Группа по изучению паразитических червей Зоологического института АН СССР, в настоящее время вошедшая в состав лаборатории эволюционной морфологии (заведующий академик А. В. Иванов) на правах отделения, работает по морфологии, фаунистике и эволюции некоторых недостаточно исследованных в паразитологическом отношении групп хозяев (рыбы, птицы, некоторые группы млекопитающих, водные беспозвоночные и растения). В настоящем сборнике представлены оригинальные статьи, выполненные преимущественно по плану 11 пятилетки (1981—1985 гг.).

Значительная группа статей (Т. А. Тимофеевой, А. В. Гусева с сотрудниками, П. И. Герасева и Л. А. Юнчис) посвящена слабо исследованным вопросам морфологии моногеней, традиционного объекта исследований Зоологического института (строение покровов, хетотаксия личинок, а также кишечника взрослых особей). Тонкого строения покровов трематод летучих мышей касается статья И. М. Подвязной. Некоторые из названных статей выполнены с использованием просвечивающей электронной микроскопии. Развитию современного направления паразитологии — популяционной биологии паразитов животных и растений — посвящены статьи В. Г Серова и А. Ю. Рысса, а также обзорная статья О. Н. Бауера. Наконец фаунистика представлена двумя статьями А. К. Галкина по цестодам водолюбивых птиц, работами В. К. Митенева по миксоспоридиям и В. Н. Казаченко — по паразитическим копеподам морских рыб.

Весь сборник посвящается памяти Г К. Петрушевского (1901—1958), одного из ближайших сотрудников В. А. Догеля, последние месяцы своей жизни работавшего старшим научным сотрудником Зоологического института. Его научной и научно-организационной деятельности касается заключительная статья сборника, к которой приложены полный список научных публикаций Г К. Петрушевского и список статей, освещающих его деятельность.

Сборник рассчитан на научных работников и аспирантов — паразитологов, работающих в системе АН СССР и академий союзных республик, а также в учебных и исследовательских институтах Минрыбхоза СССР, Минсельхоза СССР, МинВУЗа СССР и других ведомств.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ПАРАЗИТОВ РЫБ: НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

О. Н. Бауер

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Шесть лет тому назад мы обратили внимание отечественных ихтиопаразитологов на необходимость изучения экологии паразитов на популяционном уровне, дали краткий обзор исследований, выполненных в этом направлении за рубежом, отметили трудности, с которыми исследователь неизбежно столкнется при осуществлении работ в данном направлении, и высказали некоторые соображения об их перспективах (Бауер, 1980).

В настоящее время можно с удовлетворением отметить, что в ряде отечественных лабораторий за последние годы выполнено несколько интересных исследований, которые подлежат обобщению и обсуждению. В краткой форме это сделано в нашем докладе, представленном первому международному симпозиуму по паразитам и паразитарным болезням рыб, который состоялся в августе 1983 г. в г. Ческе Будейовицы, ЧССР Доклад этот был опубликован (Bauer, 1984), но, вероятно, оказался доступным не всем отечественным ихтиопаразитологам, поэтому мы решили целесообразным опубликовать его в расширенном и дополненном виде на русском языке.

Перед тем как перейти к обзору отечественной литературы, следует отметить, что за последние годы за рубежом много сделано по разработке основных положений популяционной биологии, по применению новых методов в ее познании. Они обстоятельно обсуждались на различных совещаниях и, в частности, на 5 Международном конгрессе паразитологов в Торонто (Anderson, 1982; Kennedy, 1982 и др.), рассмотрены в ряде статей. Пожалуй, наиболее интересной является публикация К. Р. Кеннеди (Kennedy, 1984), в которой он приводит некоторые итоги изучения хозяино-паразитных отношений на популяционном уровне. Обобщая весь имеющийся материал о распространении паразита в популяции хозяина, Кеннеди отмечает, что оно практически всегда является перерассеянным. Оно заключается в том, что отдельные особи хозяина внутри популяции остаются незараженными, в то время как другие оказываются заражены с высокой степенью интенсивности. Следовательно, большая часть популяции паразита может локализоваться в небольшой части популяции хозяина. Такое распределение хорошо описывается отрицательным биномом. Хотя эта закономерность была выявлена еще Крофтоном (Crofton, 1971), но сейчас она приобретает характер всеобщности. Советские исследования в области ихтиопаразитологии подтвердили это положение.

Далее Кеннеди, основываясь на исследованиях ряда паразитологов (Anderson, May, 1982 и др.), приходит к выводу, что некоторые паразиты оказывают очень значительное воздействие на естественный отбор, протекающий в популяции хозяина, главным образом путем элиминации наиболее восприимчивых к паразиту генотипов. В то же время популяция паразита также подвергается отбору под воздействием хозяина, что часто приводит к возникновению менее вирулентных штаммов паразита. Впрочем, по мнению Андерсона и Мея (1982), хорошо сбалансированная паразитарная система совсем не обязательно включает только малопатогенных паразитов, как это обычно считается, поскольку паразит воздействует в силу перерассеянного распределения лишь на незначительную часть популяции хозяина.

В начале восьмидесятых годов в СССР были опубликованы обзоры зарубежной литературы с оценкой возможных преимуществ при переходе на популяционный уровень исследований (Ройтман, 1981; Шигин, 1981), после чего был организован специальный симпозиум, материалы которого опубликованы (Гельминты в пресноводных биоценозах, 1982). Обсуждение проблемы привело к следующим основным выводам:

1. Популяционные исследования могут служить биологической основой при разработке методов регуляции численности паразитов в первую очередь в естественных водоемах, включая озера, которые используются под выращивание ценных пород рыб. В то же время пруды и другие искусственные рыбоводные сооружения могут быть использованы на начальной фазе исследования для создания модели популяции паразитов пресноводных рыб (Бауер, 1980).

2. Популяционные исследования могут дать материал для разработки интегрированных методов регуляции численности нежелательных паразитов, поскольку установлено, что «какой-то один метод борьбы с паразитами или разрозненные, не координированные мероприятия не могут принести пользы, а лишь создают более благоприятные условия развития инвазии» (Кеннеди, 1978).

3. Материалов, ранее собираемых при аутэкологических исследованиях паразитов рыб, совершенно недостаточно для исследования их на уровне популяций. Для этого необходим сбор количественных данных по численности популяций паразита, по их возрастной и половой структуре, рождаемости, смертности, эмиграции и иммиграции, по распределению в пределах популяции хозяина, биомассе паразитов и по другим показателям (Бреев, 1980). До недавнего времени ни по одному паразиту пресноводных рыб в литературе, как в отечественной так и зарубежной, таких исчерпывающих и точных данных не было. Как будет показано ниже, сбор таковых в отношении представителей разных паразитических групп в настоящее время начат и полученные данные уже привели к некоторым интересным результатам.

4. Подобные обширные материалы могут быть обобщены лишь с применением математического аппарата, с использованием ЭВМ, для чего к популяционным исследованиям должны быть подключены

математики, а паразитологам необходимо повысить уровень своих математических познаний. Следует отметить, что в некоторых паразитологических центрах страны сотрудничество с математиками уже осуществляется и приводит к важным результатам.

Попытаемся теперь охарактеризовать первые шаги по сбору материалов на популяционном уровне, осуществленные в СССР за последние годы. При этом мы будем исходить из понятия «паразитарная система», предложенного уже давно В. Н. Беклемишевым (см. Беклемишев, 1970) и недавно обстоятельно рассмотренного В. Л. Контримавичусом и Г И. Атрашкевичем (1982) Это понятие характеризует в отличие от понятия «система паразит—хозяин» взаимоотношения обоих компонентов на популяционном уровне.

Начнем с численности. Это один из самых важных показателей популяции. При попытках ее определения применительно к паразитам приходится сталкиваться с большими трудностями и, в первую очередь, с необходимостью знать численность популяции хозяина в данной экосистеме. В большинстве случаев в естественных экосистемах оказывается очень трудным, а иногда и невозможным установить численность популяции того или иного вида рыб, поэтому целесообразно вначале обратиться к стадам рыб, выращиваемым в искусственных условиях, особенно в прудах, где, как правило, известно количество высаженных в водоем и в дальнейшем отловленных рыб. Образцом такого исследования является большая работа А. А. Шигина (1980), попытавшегося определить численность трематоды *Diplostomum* (преимущественно *D. spathaceum* и *D. paracaudum*) на разных фазах его развития в небольшом форелевом хозяйстве под Москвой, в котором автор осуществлял длительное и очень целеустремленное исследование. По расчетам Шигина в чайках, обитающих в районе хозяйства в период исследования, в среднем содержалось в течение суток 1921 марита с колебаниями от 187 до 4113 с момента прилета чаек на хозяйство до их отлета. За этот период в водоемы хозяйства из чаек поступало около 61,5 млн яиц диплостомум, в среднем 153,8 на 1 м^2 водной площади. Учитывая, что не из всех яиц, попавших в воду, выходят мирацидии (Шигин определил этот выход в 83,5%, что мне кажется завышенным), что часть яиц гибнет при осеннем спуске прудов и элиминируется различными другими компонентами экосистемы (Шигин, 1981), Шигин допускает, что численность мирацидиев в хозяйстве достигала максимум 30 млн. Она была особенно высока в июне и июле, а затем постепенно снижалась до нуля в сентябре. В эти же сроки происходило массовое заражение моллюсков-прудовиков, особенно в головном пруде, который служил основным источником заражения форели в нижележащих прудиках.

Биомассу партенит в моллюсках осенью Шигин определил в 513,7 кг — примерно 10% от суммарной массы зараженных моллюсков. Дальнейшие подсчеты показали, что последние за вегетационный период продуцировали церкарий, составляющих общей массой около 50% биомассы зараженных моллюсков или около 20 кг в сутки. Вышедшие церкарии обеспечивали постоянное и все возра-

стающее заражение сеголеток и двухлеток форели (численность которых известна), а также сорных рыб, среди которых доминировала плотва. Всего же численность метацеркарий в хозяйстве Шигин определил примерно в 40 млн. особей.

Несомненно эти расчеты ориентировочны, так как особенности погодных условий вызывают колебания численности паразита на всех фазах развития, однако проделанная Шигиным очень скрупулезная и трудоемкая работа показывает возможность определения численности паразита даже со сложным циклом развития на разных его фазах.

В данном случае мы столкнулись с высокой численностью популяции паразита в популяции хозяина; такая численность чаще встречается в искусственных экосистемах. В естественных экосистемах она может быть крайне ничтожной. Приведу несколько наиболее ярких примеров.

А. И. Мирошниченко (1977), изучая паразитов пресноводных рыб Крыма, обнаружил впервые для СССР на жабрах быстрянки из р. Альма моногенею *Octomacrum europeum* Bychowsky et Roman, 1956, ранее описанную для быстрянки из румынских притоков Дуная. Всего было найдено 3 экз. на вскрытых 42 особях рыб этого вида. Дальнейшие попытки обнаружить паразита окончились неудачей, хотя за последние годы было вскрыто дополнительно еще значительное количество быстрянок. О. И. Стрижак исследовала в Иваньковском водохранилище с 1968 по 1970 гг. 183 экз. леща промысловых размеров. В его обонятельных ямках она нашла ранее неизвестный вид рода *Pelucidhaptor*, описанный А. В. Гусевым и ею (1972) под названием *D. pricei*. Всего ею были собраны один зрелый экземпляр и одна постларва. Число таких примеров можно было бы увеличить. Естественно возникает вопрос, как могут сохраняться подобные паразитарные системы при столь низкой численности популяции паразита? Впрочем, последующие исследования могут установить, что численность популяции того или иного паразита все же достаточно велика, так как он может быть обнаружен в каком-нибудь другом органе или на ранних этапах развития хозяина и т. д. Ведь был же найден *Dactylogyrus yinwenyingae* Gusev, 1962, впервые обнаруженный в обонятельных ямках карповых (причем тоже в крайне небольших количествах), на поверхности тела мальков плотвы в условиях довольно высокой его численности (Юнчис, 1974).

Не менее сложной задачей является определение возрастной структуры популяции паразита. Это требует разделения изучаемой популяции на определенные возрастные группы. Для моногеней, развивающихся без смены хозяев, достаточно разбить паразитов, уже заразивших хозяина, на 3—4 группы и проследить численность каждой группы в разные сезоны. В. П. Соломатова и А. В. Лузин (1977) разделили субпопуляцию живородящего *Gyrodactylus katharineri* на 4 возрастные группы по наличию эмбрионов разного порядка. В первую группу вошли особи с эмбрионами от 1 до 3 порядка; во вторую — особи с эмбрионами 1 и 2 порядка, в третью — особи с эмбрионами только 1 порядка, в четвертую — особи вообще

без эмбрионов. По соотношении этих групп можно было дать прогноз эпизоотии. В начале болезни преобладала первая группа, при ее затухании — четвертая, после чего численность паразита сошла на нет и эпизоотия прекратилась.

В. В. Кашковский (1982), изучая возрастную структуру популяции моногеней *Dactylogyrus amphibothrium* с ерша, выделил три возрастные группы — только что осевших на жабрах хозяина личинок или постларв; неполовозрелых с неразвитыми еще светлыми яичниками; половозрелых особей, приступивших к откладке яиц. Наблюдения, осуществленные за распределением этих групп в течение года, дали возможность установить наличие лишь двух генераций *D. amphibothrium* в год: раннелетней, заражающей ерша в начале лета и отмирающей в августе, и позднелетней, постларвы которой появляются в августе, а половой зрелости особи достигают к весне следующего года. Если наличие двух генераций в год будет установлено и у других видов дактилогирусов умеренных широт, придется отказаться от представления о многократно повторяющихся в течение года жизненных циклах этих важных в эпизоотологическом отношении паразитов. Крайне желательно повторить исследование, выполненное Кашковским, на массовых видах дактилогирусов карпа в прудовых и леща в озерных хозяйствах.

Использование методов популяционной биологии позволило Е. П. Иешко (1983) определить длительность жизни представителя высших моногеней, паразита лососевидных — *Discocotyle sagittata.* Анализ возрастной структуры популяции этого вида показал, что он обладает одногодичным жизненным циклом, а не многолетним, как ранее утверждал Полинг (Paling, 1965).

А. А. Шигин в вышецитированной работе попытался установить возрастную структуру популяции трематод рода *Diplostomum* на разных фазах развития. Он утверждает, что основная масса популяции (свыше 99,9%) представлена церкариями. Довольно многочислены эти трематоды на фазе яйца, мирацидия и метацеркария: на порядок меньше их на стадии партенит-материнских спороцист.

Попытка определения пространственной структуры популяции паразита рыб на примере широко распространенной трематоды *Bunodera luciopercae* выполнена недавно Е. П. Иешко и Н. Б. Голициной (1984). Подверглась анализу популяция трематоды из окуня, исследованного в течение длительного времени из карельского оз. Сямозеро. Установлено, что окунь в этом озере с конца мая по конец июля свободен от трематоды. В этот период она проходит развитие в промежуточных хозяевах — двустворчатом моллюске *Pisidium* (1-й промежуточный хозяин) и в некоторых циклопах и ветвистоусых рачках (2-й промежуточный хозяин). Наличие кратковременного периода, когда окончательный хозяин свободен от паразита, ихтиопаразитологам известен давно, но он смещается в зависимости от места исследования. В умеренных широтах он начинается раньше, а в более северных срок его наступления сдвинут на более поздний период (Chubb, 1979).

При анализе зараженности разновозрастных рыб (т. е. при изучении пространственной структуры популяции *B. luciopercae*) выявлен ряд особенностей. Сеголетки (0+) и двухлетки (1+) заражаются в первую очередь. К сентябрю бывают на 100% заражены все возрастные группы, однако снижается интенсивность заражения рыб раннего возраста за счет элиминации неприжившихся молодых паразитов. В течение зимнего периода зараженность бунодерой остается стабильной и начинает падать лишь в мае; в первую очередь освобождаются от нее опять-таки рыбы раннего возраста. Следует отметить, что ослабление интенсивности заражения младших возрастов окуня и усиление таковой старших возрастных групп можно также объяснить каннибализмом и приживанием трематод из молоди в кишечнике взрослых окуней, т. е. перераспределением паразита внутри популяции хозяина.

Авторы приходят к выводу, что динамика пространственной структуры популяции паразита связана со сходными изменениями ее численности на рыбах разного возраста. Популяционные исследования *B. luciopercae* продолжаются и, вероятно, внесут много нового в понимание динамики популяции этого паразита.

Сравнительно мало количественных данных получено за последние годы по плодовитости паразитов. Ф. Моравец (Moravec, 1980) привел данные о плодовитости самок нематоды *Philometra ovata* из полости тела карповых рыб. Он насчитал в матке половозрелой самки длиною около 4 см около 75 000 личинок. Поскольку самки достигают 12 см длины, можно думать, что их плодовитость значительно выше указанной. Установлено, что одна половозрелая особь трематоды *Ichthyocotylurus platycephalus* из стригеат, паразитирующая, впрочем, не в рыбе, а в кишечнике рыбоядных птиц, продуцирует в сутки 14 000 яиц, выводимых с экскрементами окончательного хозяина в водоем (Шигин, 1978). В. В. Кашковский (1982) подсчитал, что одна особь *Dactylogyrus amphybothrium*, упомянутого выше, относящаяся к позднелетней генерации, откладывает за свою жизнь в среднем 411, а особь раннелетней генерации — 853 яйца. В. Г Серов (1984) сделал попытку определить плодовитость широко распространенного в европейских водоемах скребня *Acanthocephalus lucii*. Оказалось, что одна самка откладывает за вегетационный период несколькими (до 10) порциями в среднем около 600 000 яиц. Сведения о плодовитости другого пресноводного скребня *Pomphorhynchus laevis* получены недавно, однако точные данные еще не опубликованы (Brown, 1983). Очевидно, при исследовании плодовитости любых паразитов рыб мы будем сталкиваться с крупными величинами, подтверждающими закон большого числа яиц у паразитов вообще по сравнению со свободноживущими животными.

Однако далеко не каждый зародыш достигает способности к размножению, так как существуют регуляторные процессы применительно к численности популяции рыб, рассмотренные Кеннеди (Kennedy, 1977) и нами (Бауер, 1982). Опять-таки следует отметить, что количественных данных, характеризующих процент элиминации от поступления инвазионного начала в водоем до проникновения

его в организм хозяина или закрепления на его поверхностных тканях, крайне недостаточно, и сбор их совершенно необходим для понимания всего эпизоотологического процесса. В. В. Кашковский (1982) в вышеуказанной работе сообщает, что с одного ерша оз. Таватуй от особей *Dactylogyrus amphybothrium* позднелетней генерации поступает около 7780 яиц, а закрепляется на рыбах в среднем по 79 постларв, т. е. на фазе яйца и онкомирацидия элиминируется не менее 99% инвазионного начала. Думаю, что во многих случаях процент элиминации во много раз выше. Мы уже упомянули огромную биомассу церкарий рода *Diplostomum*, поступающих в водоем из зараженных лимнеид (Шигин, 1980).

За последние годы сотрудниками ГЕЛАН (Шигин, 1981; Илюшина, 1982 и др.) убедительно показан процесс элиминации инвазионных фаз паразитов на примере трематод в пресных водоемах. Оказалось, что почти все представители пресноводной фауны от различных беспозвоночных до молоди рыб принимают участие в выедании яиц, мирацидиев и особенно церкарий. В то же время сами церкарии нападают на гидробионтов, в которых они не могут прижиться, и погибают. Следовательно такие гидробионты становятся как бы ловушками для церкарий (Илюшина, 1976 и др.). То же самое известно для бродяжек ихтиофтириуса. Например, последние проникают в кожу личинок миног, но дальнейшего их развития не происходит и они погибают. Бродяжки нападают даже на человека, работающего с зараженными ихтиофтириусом рыбами, вызывая дерматит кожи рук.

Иммиграция паразитов ограничивается также самим организмом хозяина, в первую очередь его иммунобиологическими реакциями. За последние годы хотя и медленно, но накапливаются данные по этим реакциям рыб при заражении паразитами. Особенно сильно проявляются они при заражении культивируемых рыб такими паразитами как ихтиофтириус, *Dactylogyrus vastator* и некоторые другие. Установлено, что механизм иммунитета при сублетальном заражении представлен не только неспецифичными факторами (фагоцитоз, лизоцим и др.), но и специфическими, т. е. проявляются в образовании антител. Напряженность иммунитета при этом может быть очень высокой, порядка 20 и более. Элиминация такого паразита, как ихтиофтириус, происходит не только в период проникновения в кожу, но и в дальнейшем при росте паразитов в тканях хозяина. Вопрос этот требует дальнейших исследований.

Недостаточно изученной является роль иммунобиологических реакций при заражении паразитами естественных популяций рыб, когда численность паразитов в данной особи хозяина относительно невелика. Ведь хорошо известно, что напряженность иммунитета тем выше, чем интенсивнее зараженность хозяина данным паразитом.

Ранее Кеннеди (Kennedy, 1977) отводил реакциям хозяина относительно второстепенную роль в механизме регуляции численности паразитов в естественных экосистемах, однако, судя по его последним высказываниям (Kennedy, 1982; Кеннеди, 1985), он пересматривает ранее данную им оценку. В частности, исходя из пред-

ставления о перерассеянном распределении паразитов в популяциях хозяина, он обращает внимание на необходимость изучения так называемого «хвоста». Это — небольшая часть популяции хозяина, которая заражена значительно сильнее, чем большинство особей. Паразиты, обитающие в таком «хвосте», должны находиться под существенным воздействием иммунологических реакций хозяев. Вопрос этот, как правильно отмечает Кеннеди (1985), нуждается в дальнейших исследованиях.

Приведенные примеры показывают, что как за рубежом, так и в СССР за последние годы велись интенсивные исследования популяционной биологии паразитов рыб. Накапливается материал, который после соответствующей обработки, включающей математические методы, позволит создать биологическую основу регуляции численности паразитов — возбудителей массовых болезней рыб в водоемах. Интенсивность подобных исследований с годами должна возрастать и давать практический эффект.

ЛИТЕРАТУРА

Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб, состояние и перспективы. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 29, с. 24—34.

Бауер О. Н. Регуляция численности паразитов в пресноводных экосистемах.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах, М., Наука, 1982, с. 4—16.

(Бауер О. Н.) Bauer O. N. Soviet investigations on the population biology of fish parasites.— J. Fish Biol., 1984, vol. 25, N 5, p. 545—550.

Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., Наука, 1970, 502 с.

Бреев К. А. Новые аспекты методологии борьбы с паразитами в связи с проблемой охраны среды.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 1980, т. 29, с. 5—13.

Гельминты в пресноводных биоценозах. М., Наука, 1982, 233 с.

Гусев А. В., Стрижак О. И. Новый представитель Pellucidhaptor (Monogenea) в Европе.— Паразитология, 1972, т. 6, вып. 6, с. 555—557

Иешко Е. П. Структура и динамика численности популяции Discocotyle sagittata (Monogenea, Discocotylidae).— Паразитология, 1983, т. 17, вып. 2, с. 107—111.

Иешко Е. П., Голицина Н. Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды Bunodera luciopercae из окуня Perca fluviatilis.— Паразитология, 1984, т. 18, вып. 5, с. 374—382.

Илюшина Т Л. О роли водных насекомых в элиминации личиночных стадий трематод.— В кн.: 2-й Всесоюзн. симпозиум по болезням и паразитам водных беспозвоночных (тез. докл.). Л., 1976, с. 30—31.

Илюшина Т Л. Церкарии трематод — кормовые объекты ручейников.— В кн.: Гельминты в пресноводных биоценозах. М., Наука, 1982, с. 90—98.

Кашковский В. В. Сезонные изменения возрастной структуры популяции Dactylogyrus amphibothrium (Monogenea, Dactylogyridae). — Паразитология, 1982, т. 16, вып. 1, с. 35—40.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., Мир, 1978, 230 с.

Кеннеди К. Популяционная биология паразитов: современное состояние и перспективы. Паразитология, 1985, т. 19, вып. 5, с. 347—356.

Контримавичус В. Л., Атрашкевич Г И. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов.— Паразитология, 1982, т. 16, вып. 3, с. 177—187

Мирошниченко А. И. Моногенеи пресноводных рыб Крыма.— В кн.: Исследования моногеней в СССР. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1977, с. 102—103.

Ройтман В. А. Популяционная биология гельминтов пресноводных биоценозов.— В кн.: Итоги науки и техники. Зоопаразитология. Т. 7, М., ВИНИТИ, 1981, с. 43—88.

Серов В. Г Плодовитость скребня Acanthocephalus lucii (Echinorhynchidae).— Паразитология, 1984, т. 17, вып. 3, с. 280—283.
Соломатова В. П., Лузин А. В. Гиродактилоз карпа в садковом хозяйстве на сбросных водах Костромской ГРЭС и некоторые вопросы биологии Gyrodactylus katharineri.— В кн.: Исследования моногеней в СССР. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, с. 153—158.
Шигин А. А. О роли свободноживущих стадий развития трематод в биоценозах.— Паразитология, 1978, т. 12, вып. 3, с. 193—200.
Шигин А. А. Трематоды рода Diplostomum в биоценозах форелевого хозяйства «Сходня».— Тр. ГЕЛАН, 1980, т. 30, с. 140—202.
Шигин А. А. Компоненты пресноводных биоценозов как элиминаторы гельминтов.— В кн.: Итоги науки и техники. Зоопаразитология. Т. 7, М., ВИНИТИ, 1981, с. 89—133.
Юнчис О. Н. К биологии Dactylogyrus nasalis Strelkov et Ha-ky.— Паразитология, 1974, т. 8, вып. 3, с. 205—207

Anderson B. M. Host parasite population biology.— In: D. F. Mettrick, S. S. Desser (eds.). Parasites — their World and ours. Amsterdam, Elsevier Biomedical Press, 1982, p. 303—312.
Anderson R. M., May R. M. Coevolution of hosts and parasites.— Parasitology, 1982, vol. 85, p. 411—426.
Brown A. F. The fecundity of Pomphorhynchus laevis (Zoega in Müller, 1776) (Acanthocephala).— In: Parasites and parasitic diseases of fish. Abstracts of papers. Česke Budejovice, 1983, p. 12.
Chubb J. Seasonal occurance of helminths in freshwater fishes. P. 2. Trematoda.— Advances in Parasitology, 1979, vol. 17, p. 141—313.
Crofton H. D. A quantative approach to parasitism.— Parasitology. 1971, vol. 62, p. 179—193.
Kennedy C. R. The regulation of fish parasite populations.— In: Regulation of parasite populations. (ed. G. W. Esch), 1977, p. 63—109.
Kennedy C. R. Biotic factors.— In: D. F Mettrick, S. S. Desser (eds.). Parasites-their World and ours. Amsterdam, Elsevier Biomedical Press, 1982, p. 293—302.
Kennedy C. R. Host-parasite interrelationships: strategies of coexistence and coevolution.— In: C. J. Barnard (ed.). Producers and Scrounders. Strategies of Exploitation and Parasitism. London, Sydney. Croom Helm, 1984, p. 34—59.
Moravec F. Development of the nematode Philometra ovata (Zeder, 1802) in the copepod intermediate host.— Folia Parasitol. (Praha), 1980, vol. 27, N 1, p. 29—37.
Palling Y E. The population dynamics of the monogenean gill parasite Discocotyle sagittata Leuckart on Windermere trout, Salmo trutta L.— Parasitology, 1965, vol. 55, p. 667—694.

POPULATION ECOLOGY OF FISH PARASITES, SOME RESULTS AND PERSPECTIVES

O. N. Bauer

SUMMARY

During last years there has been a considerable interest in the population ecology of freshwater fish parasites. The results of the studies in this field of knowledge are revued. Data on population number, on its age and space structure, on fecundity and immigration have been gathered. Parasites without intermediate hosts (*Dactylogyrus amphibothrium* etc.) and with these (*Diplostomum* sp. sp.; *Bunodera luciopercae*, *Acanthocephalus lucii* etc.) have been studied.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155
USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

ASELLUS AQUATICUS — ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ХОЗЯИН СКРЕБНЯ ACANTHOCEPHALUS LUCII: ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И ЗАРАЖЕННОСТЬ СКРЕБНЕМ

В. Г. Серов

Институт зоологии АН БССР, Минск

Популяционные исследования паразитов рыб дают возможность вплотную приблизиться к построению модели хозяино-паразитных отношений и регуляции численности паразитов. В то же время полноценные исследования на уровне популяций возможны только при комплексном подходе к решению данного вопроса, т. е. необходимы данные, характеризующие популяцию не только самого паразита, но и его хозяина или хозяев. Необходимость проведения работ подобного плана очевидна, так как подход к явлениям паразитизма с позиции исследования паразитарных систем с учетом различных факторов, влияющих на них, позволяет выяснить такие закономерности, которые другими путями установить значительно труднее или вообще невозможно (Бауер, Лопухина, 1977).

В результате экспериментальных заражений подтверждено, что промежуточным хозяином скребня *Acanthocephalus lucii* является водяной ослик — *Asellus aquaticus* (Андрюк, 1979). В связи с проведением популяционных исследований вышеупомянутого паразита была поставлена задача рассчитать некоторые количественные показатели, характеризующие популяцию промежуточного хозяина, и определить степень его зараженности скребнем.

Характеристика водоема и методика исследования

Исследование проводили в период с марта 1982 по ноябрь 1983 г. на небольшом пойменном оз. Березица, расположенном на территории Белоруссии в Мозырском районе Гомельской области. Водоем имеет вытянутую форму. Наибольшая длина — около 1,0 км, ширина — 0,2 км, площадь водного зеркала 16—18 га. Озеро непроточное в течение большей части года, лишь во время высокого стояния воды в р. Припять оно соединяется с нею узкой протокой длиною около 2 км, шириною 2—3 м и глубиною около 1 м.

Ближайший водосбор озера представлен лугами. Лесной массив удален от водоема на расстояние 1,5—2 км. Открытая местность способствует интенсивному перемешиванию воды в озере. Береговая линия в некоторых местах густо поросла кустарником, встреча-

ются отдельные группы деревьев. Открытые участки берега пологие, частично заболоченные. Водоем мелкий, наибольшая глубина — 4 м, средняя около 2 м. Глубины от 0 до 1 м составляют примерно 20%, от 1 до 2 м — около 30%, от 2 до 4 м — 50%. Прозрачность воды до 1,5 м; температура в течение года изменяется в пределах 2,5—27°; активная реакция среды — слабокислая. Все дно, начиная с глубины 1 м, покрывают илы, занимающие около 80% ложа. Мелководную зону представляют глинисто-песчаные грунты, в значительной степени покрытые остатками отмершей водной растительности и опавшей листвой кустарников. Водоем богат макрофитами. Надводная растительность представлена тростником, камышом, манником и др., подводная — рдестами, элодеей, урутью, телорезом; плавающая — нимфеей белой. По всей совокупности признаков озеро можно отнести к водоемам эвтрофного типа.

Сбор материала проводили с помощью рамки (0,25 м^2) и дночерпателя Петерсона 2 раза в месяц, по 20—22 пробы в первой и третьей декадах. В ноябре 1982—марте 1983 и октябре—ноябре 1983 г. пробы брались 1 раз в месяц. Собранных животных измеряли, делили на группы в зависимости от длины и подсчитывали. Сырую массу каждой размерной группы определяли взвешиванием на торсионных весах, предварительно осушив животных фильтровальной бумагой. Зараженность рачков устанавливали, просматривая их под микроскопом. Количественные показатели зараженности рассчитывали, исходя из вскрытия не менее 300 (по возможности) рачков каждой размерной группы в каждый из периодов сбора проб. Расчет численности и биомассы водяного ослика делали на 1 м^2 донной поверхности.

Результаты исследований и их обсуждение

Asellus aquaticus (L) — широко распространенный в водоемах Европы (за исключением Пиренейского полуострова) вид. На азиатском континенте в основном встречаются другие представители рода. Предпочитает эвтрофированные стоячие водоемы. В исследованном озере встречается на всех глубинах, что обусловлено его мелководностью, однако в весенне-осенний период основная масса рачков (до 80%) приурочена к глубинам до 2 м. В зимние месяцы наблюдается перемещение водяных осликов на глубину, что указывает на наличие миграций рачков, в первую очередь связанных с температурным режимом водоема.

В результате исследований установлено, что наивысших значений численность популяции водяного ослика достигает поздней весной: в конце мая—начале июня в 1982 г. (860 экз/м^2) и в начале мая в 1983 г (1000 экз/м^2) (рис. 1). Это связано с интенсивным выметом молоди в данный период. Разница в сроках появления молодых особей весною 1982 и 1983 гг. обусловлена температурой воды. Основу популяции водяного ослика вплоть до появления молоди составляют животные длиною более 5 мм (рис. 2, 3). Численность их в это время колебалась в 1982 г. в пределах 70—100 экз/м^2, в 1983 г.— 60—95 экз/м^2; биомасса соответственно — 1,5—2,0 г/м^2 и 1,0—1,5 г/м^2

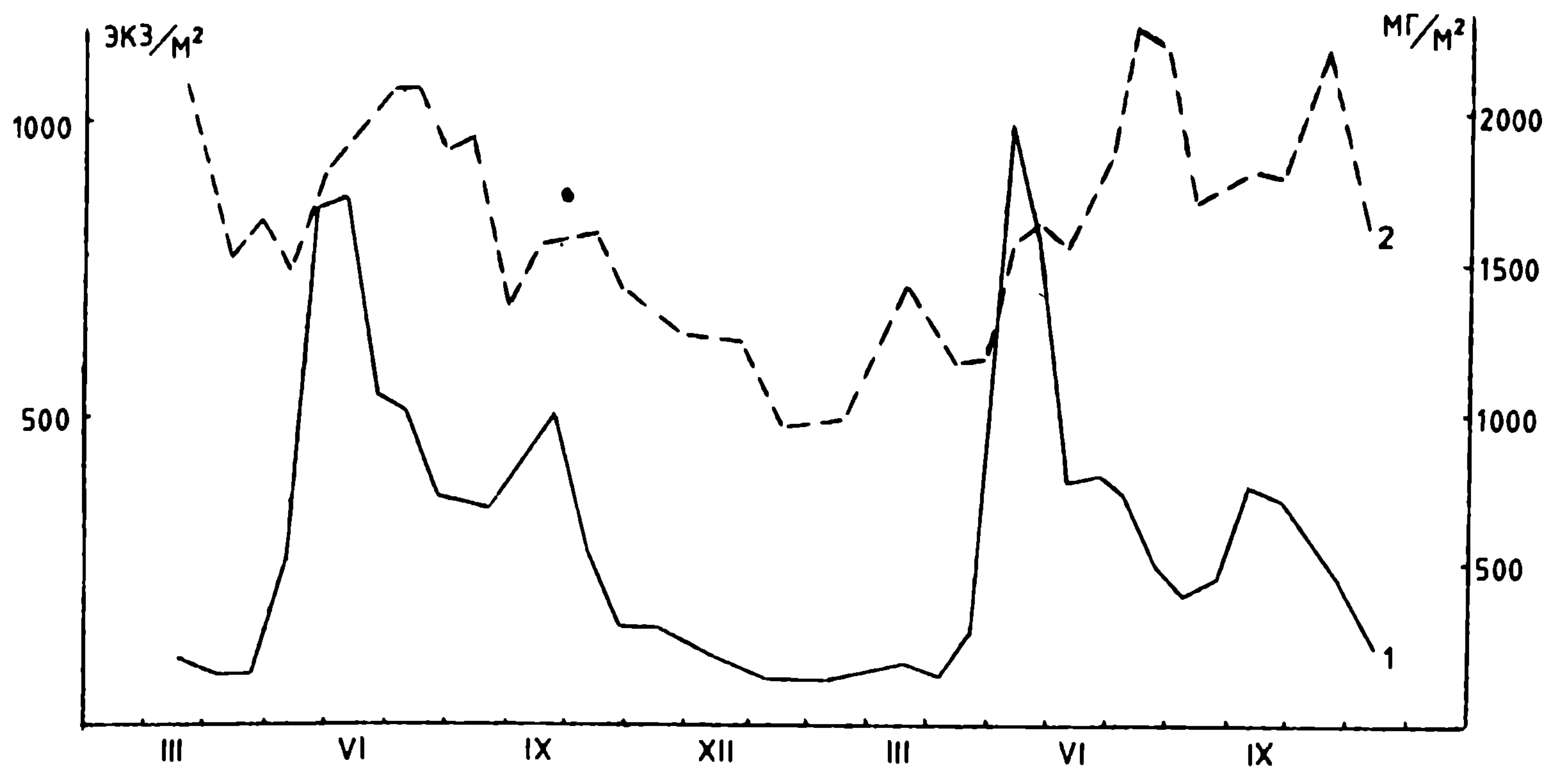


Рис. 1. Динамика численности (*1*) и биомассы (*2*) водяного ослика оз. Березица в 1982—1983 гг.

Резкое увеличение численности популяции в мае сопровождается некоторым увеличением биомассы, которая достигает максимума в июле. Отставание во времени пика биомассы от пика численности связано с естественным ростом особей весенней генерации.

Молодые рачки доминируют в популяции вплоть до конца июня в 1982 г. и до начала июня в 1983 г. (рис. 2, 3). Разница во времени обусловлена более поздними сроками размножения в 1982 г. Начиная с вышеуказанных периодов, доминирующее положение в популяции занимают особи, достигающие 3—6 мм длины (60% в 1982 и 70% в 1983 г.). В это же время наблюдается падение численности и биомассы. По-видимому, в этот период происходит отмирание старых

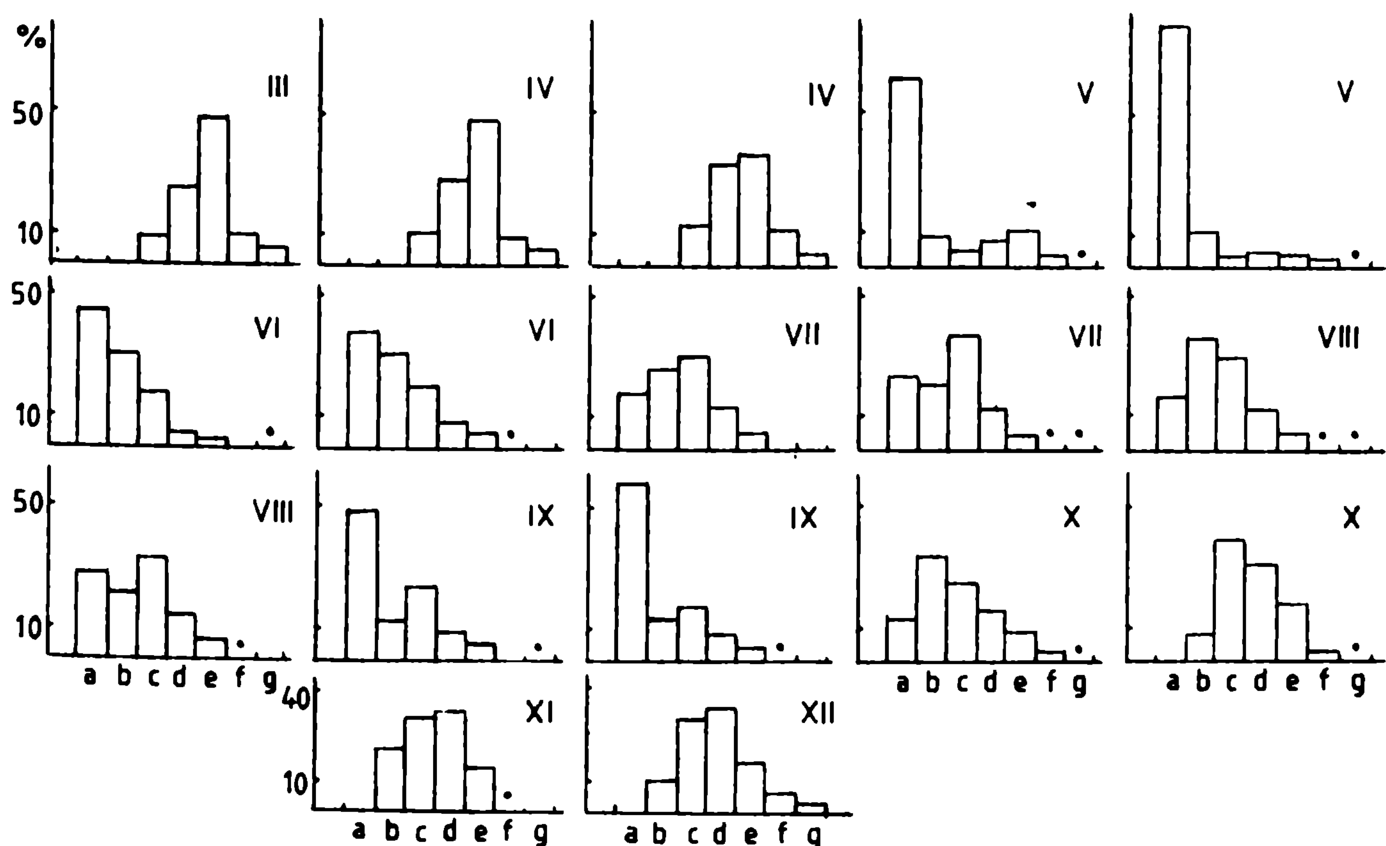


Рис. 2. Сезонные изменения структуры популяции подяного ослика оз. Березица (1982).

a — особи до 2 мм длиной, *b* — с 2 до 4 мм, *c* — с 4 до 6 мм, *d* — с 6 до 8 мм, *e* — с 8 до 10 мм, *f* — с 10 до 12 мм, *g* — более 12 мм. *Точки* — особи, составляющие в популяции менее 1%. III–XII — месяцы.

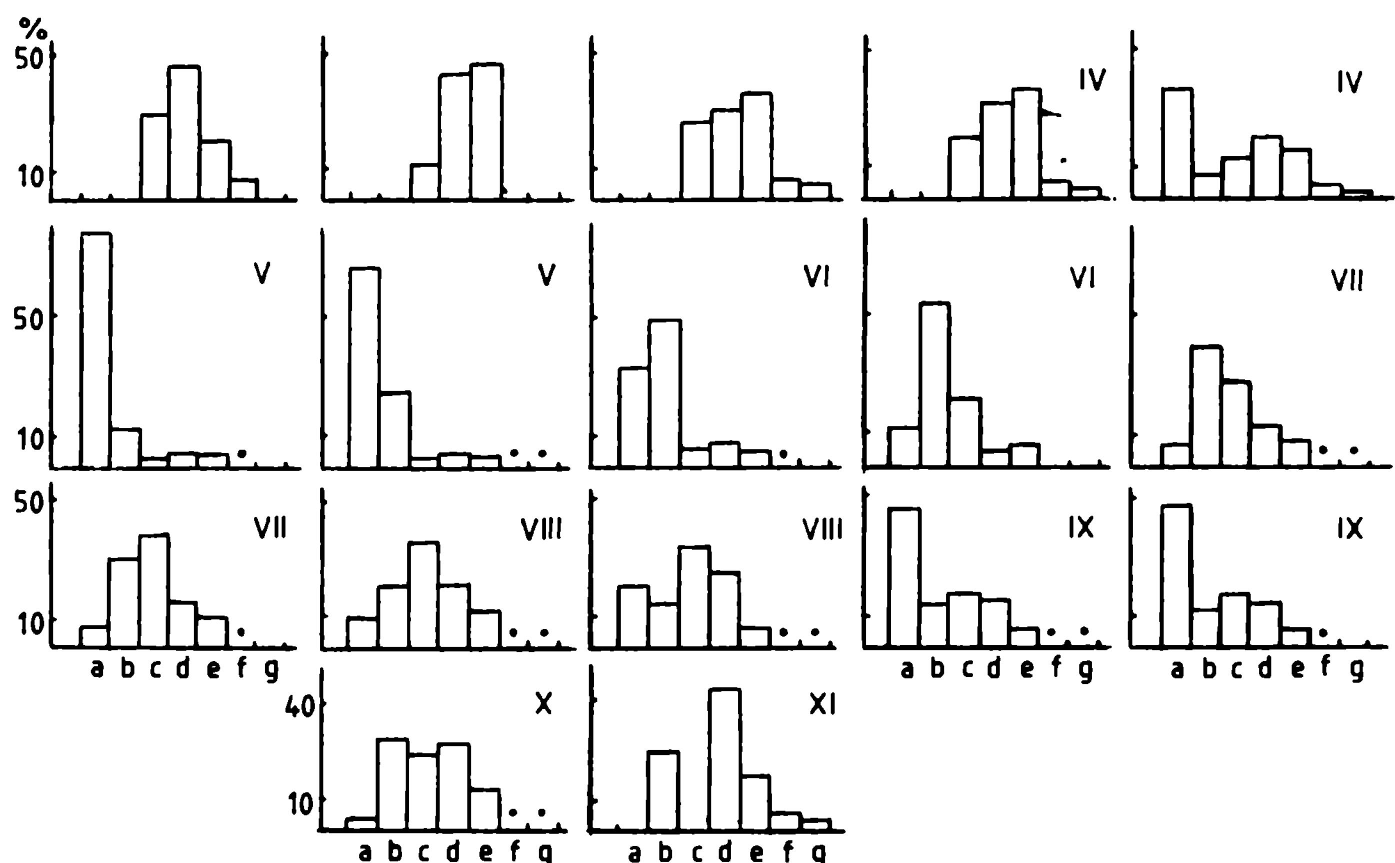


Рис. 3. Сезонные изменения структуры популяции водяного ослика (1983).

Обозначения как на рис. 2.

особей, появившихся в предыдущем году, и гибель части молодых особей весенней генерации.

Помимо весеннего периода массового появления молоди, мы отметили еще один характерный репродуктивный период, наблюдавшийся в сентябре как 1982, так и 1983 гг. (рис. 1, 2, 3); к указанному времени происходит массовое созревание рачков весенней генерации. Однако численность молоди, появившейся в начале осени, значительно ниже весенней (307 экз/м^2 против 682 экз/м^2 в 1982 г. и 186 экз/м^2 против 815 экз/м^2 в 1983 г.) Вероятно, это объясняется тем, что весной в размножении участвуют более крупные самки с более высокой плодовитостью. Ряд авторов также отмечает два пика численности в популяции водяного ослика в течение года, хотя эти пики и сдвинуты во времени по отношению к указанным нами периодам (Шапкарев, Ангеловский, 1977; Anderson, 1969; Chambers, 1977). Это, в первую очередь, связано с климатическими условиями мест, в которых проводились исследования (Болгария, Англия). В то же время указывается на наличие только одного выраженного репродуктивного периода (май—июнь 1972 г.) в популяции водяного ослика Повсинского озера (ПНР), очень близкого по своим параметрам и характеристикам к исследованному нами водоему (Prus, 1977).

Кроме летнего падения численности и биомассы популяции водяного ослика оз. Березица, наблюдается еще один спад указанных показателей, начинающийся с октября. По нашему мнению, это связано как с гибелью животных под воздействием абиотических факторов, так и с выеданием их рыбами, интенсивность питания которых осенью заметно усиливается. Вследствие этого численность и биомасса рачков в зимний период имеют минимальные значения по сравнению с предыдущими сезонами.

Динамика зараженности популяции *A. aquaticus* скребнем *Acanthocephalus lucii*

Одним из важнейших условий выживания вида является его расселение, которое позволяет избежать перенаселенности и зачастую связанной с нею гибели особей. У паразитов расселение играет особо важную роль и позволяет предотвратить угрозу чрезмерного заражения хозяев. Однако, помимо расселения в пространстве, паразиты должны обладать способностью расселяться во времени и переживать периоды неблагоприятных условий среды в ожидании их улучшения или нахождения нового хозяина. Это достигается включением в жизненный цикл паразита либо неактивной покоящейся стадии, обладающей рядом защитных свойств, либо промежуточного хозяина, либо того и другого одновременно. Водяные ослики как промежуточные хозяева скребней в силу своей собственной подвижности содействуют распространению паразита в пространстве и, благодаря экологическим связям, существующим между ними и окончательным хозяином, способствуют проникновению его в организм последнего. Воздействие паразита на организм промежуточного хозяина и связанное с этим изменение поведения последнего также может повышать вероятность передачи инвазии дефинитивному хозяину. Однако, попав в окончательного хозяина, паразит должен прижиться, а это возможно только в том случае, если он находится на стадии, инвазионной для данного хозяина. В связи с этим вполне уместно предположить, что максимум возможных изменений в поведении и окраске промежуточного хозяина паразит будет вызывать только по достижении им стадии развития, на которой он способен прижиться в дефинитивном хозяине. Зараженный паразитами хозяин становится более легкой добычей для хищника. Это может достигаться не только путем увеличения доступности промежуточных хозяев, благодаря чему хищники будут поедать в первую очередь зараженных животных, но и другими путями. Так, метацеркарии некоторых диплостомид, вызывая частичную или полную слепоту рыбы, тем самым изменяют ее поведение, и ее нормальные реакции замедляются или подавляются. Холмс и Беттел (Holmes, Bethel, 1972) показали, что бокоплавы, зараженные скребнем *Polymorphus paradoxus*, активно переходят на более освещенные участки, проявляя положительный фототаксис и, прикрепляясь к плавучим растениям, становятся легкой добычей их хозяина — кряквы, которая поедает главным образом зараженных бокоплавов. Подобная «избирательность» в питании кряквы объясняется еще и тем, что незараженные рачки обитают в придонных слоях воды, что делает их менее доступными. Аналогичные данные приводятся и в работах других авторов (Helluy, 1983; Oetinger, Nickol, 1982).

Наше исследование зараженности популяции водяного ослика скребнем *A. lucii* показало, что носителями инвазии являются рачки, имеющие длину не менее 4—5 мм (табл. 1). Обнаруженные паразиты находились на стадии акантеллы. Из таблицы видно, что наиболее зараженными являются ослики длиною 6—7,5 мм. В то же время их

Таблица 1

Среднегодовые показатели зараженности скребнем разноразмерных групп водяного ослика оз. Березица

Годы	Зараженность рачков данной размерной группы, % / Доля зараженных рачков данной группы в общем числе зараженных особей, %						
	до 2 мм	2—3,9	4—5,9	6—7,9	8—9,9	10—11,9	12—14
1982	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0	2,2 / 40,1	2,9 / 44,5	1,6 / 14,3	0,6 / 1,1	0,0 / 0,0
1983	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0	2,6 / 43,1	2,8 / 46,5	0,9 / 10,4	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0

доля в общем числе зараженных животных практически равна таковой размерной группы 4—5,5 мм, причем данный показатель резко снижается в группах, состоящих из особей длиною 8 мм и более. Определенный интерес представляют изменения частот инвазии скребнем в популяции водяного ослика, позволяющие оценить роль каждой размерной группы промежуточного хозяина в поддержании численности паразита (рис. 4). Кривые, представленные на рисунке, построены на основе среднесезонных показателей. Мы сочли возможным не приводить данные по каждому месяцу, так как одной из задач настоящего исследования являлось установление общей тенденции изменений частот инвазии паразитом в популяции рачка, а представленные осредненные данные вполне удовлетворяют этому требованию.

В весенний период главную роль в поддержании численности *A. lucii* играют рачки размерных групп 6—7,5 и 8—9,5 мм, на которых приходится более 90% найденных личинок паразита (рис. 4, *А, Б*). В летний период центр тяжести инвазии смещается в сторону младших возрастных групп, размеры которых, однако, не менее 4 мм (рис. 4, *В, Г*). По-видимому, одной из основных причин этого является не только снижение численности крупных особей в указанный период, но и их более высокая резистентность к паразиту (Nickol, Dappen, 1982). Подобное предположение вполне допустимо, так как именно в летние месяцы выделение яиц самками скребня достигает максимума, т. е. возможность контакта рачков с инвазионным началом значительно выше, чем в другие сезоны. Осенью доминирующее положение в поддержании численности скребня занимают водяные ослики группы 6—7,5 мм (рис. 4, *Д, Е*). На протяжении всего периода исследования рачки более 9,5 мм длиной были свободны от заражения. Ряд авторов также отмечает минимальную зараженность или ее отсутствие вообще у старых особей промежуточного хозяина (Nickol, Dappen, 1982; Oetinger, Nickol, 1982). В первом случае заражению скребнем *Plagiorhynchus cylindraceus* подвергалась изопода *Armadillidium vulgare*, во втором *Asellus intermedius* заражался скребнем *Acanthocephalus jacksoni*. Вышеупомянутыми авторами установлено, что у взрослых *A. vulgare* внутренняя выстилка пищеварительного тракта толще, чем у молодых; возрастаю-

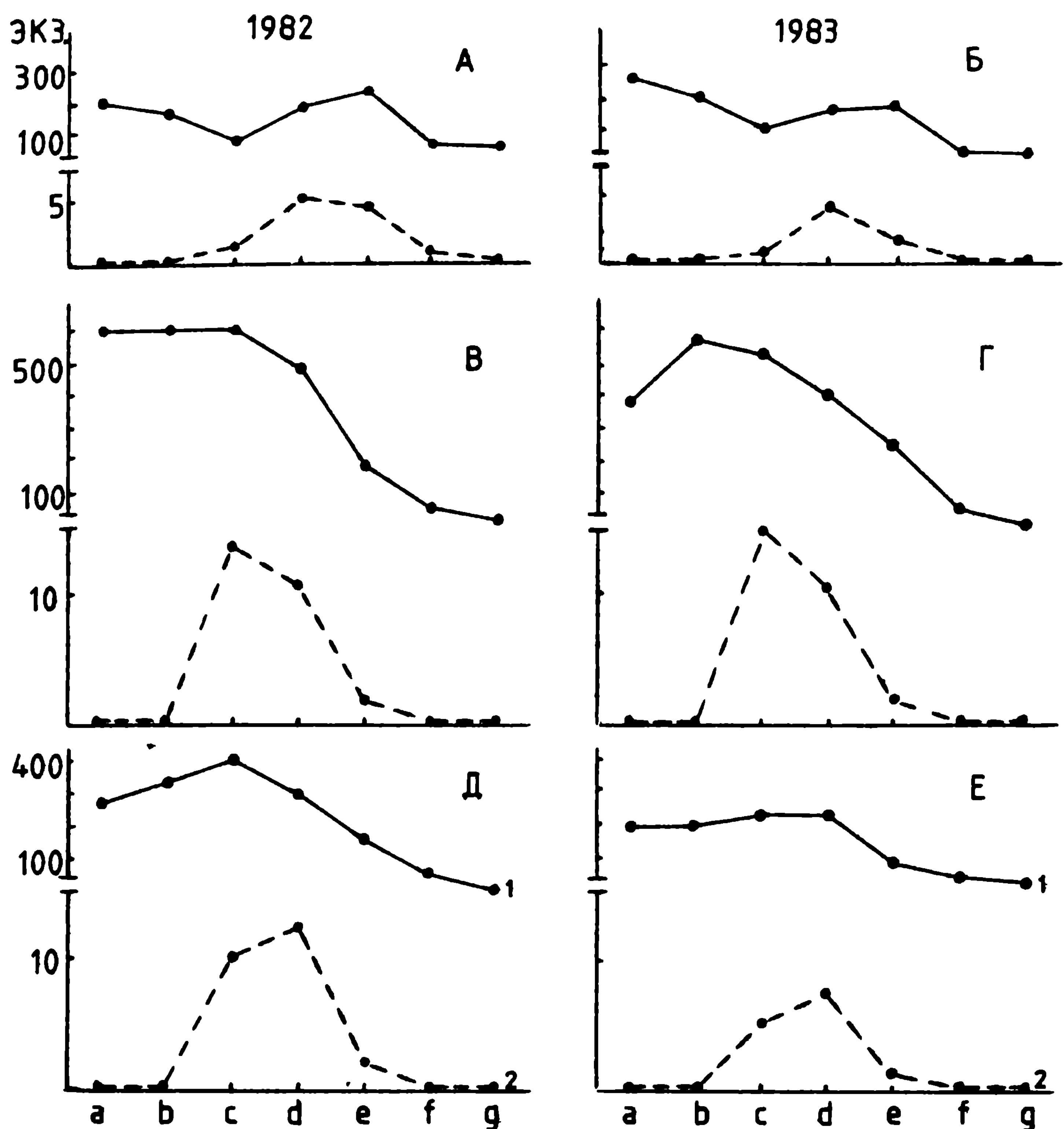


Рис. 4. Сезонные изменения частот инвазии скребнем в популяции водяного ослика.

1 — число исследованных рачков, *2* — число зараженных, *a—g* как на рис. 2.

щая реакция гемоцитов убивает аканторов в кишечнике; увеличивается содержание одного из белковых компонентов гемолимфы. У молодых рачков такой реакции нет, чем, по-видимому, и объясняется их повышенная восприимчивость к заражению. Вероятно, в нашем случае подобные изменения также имеют место и в совокупности с малой численностью максимальных размерных групп в популяции водяного ослика, являются основной причиной их минимального участия в передаче инвазии окончательному хозяину. В литературе также встречаются работы, в которых отмечается отсутствие зараженности тем или иным паразитом у самых младших особей промежуточного хозяина. Так, Ю. В. Белякова (1980), исследуя биологию трематоды *Psilochasmus oxyurus*, установила, что мирацидии заражают промежуточного хозяина — моллюска *Bithynia leachi*, который достиг возраста 2—5 лет и размера раковины 6—12 мм. Е. Д. Вальтер и др. (1980), исследуя промежуточного хозяина скребня *Echinorhynchus gadi*, также отмечают отсутствие зараженности младших возрастных групп амфипод. А. А. Шигин (1980) указывает на обнаружение партенит у наиболее крупных сеголеток моллюсков. Причины подобного явления трудно объяснить. Возможно, как и в

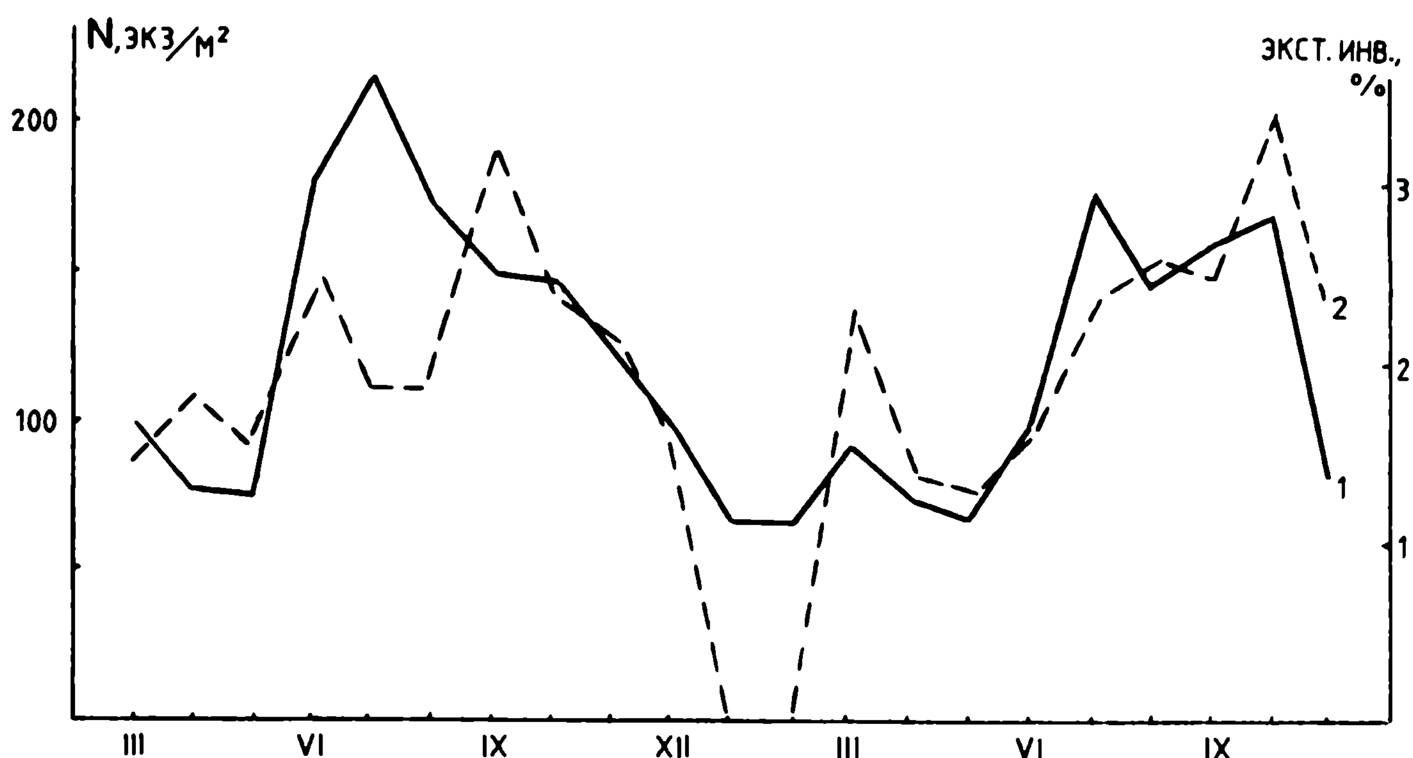


Рис. 5. Численность (*1*) и зараженность (*2*) старших возрастных групп водяного ослика (особи более 4 мм длиной) в 1982—1983 гг.

случае со старыми особями, это связано с физиологией самого хозяина или, как мы предполагаем в нашем случае, существенную роль играют размеры зрелых яиц паразита (0,1—0,14 мм), проглотить которые, не нанеся серьезных повреждений эмбриону, мелкие рачки не в состоянии. Однако этот вопрос требует специальных исследований. На основании вышеизложенного можно сделать вывод о различной степени элиминации паразита разноразмерными группами водяного ослика; в популяции того или иного промежуточного хозяина имеется определенная размерная группировка особей, являющихся своего рода резервуаром инвазии. Для нашего случая эта группа включает животных длиною 4—9 мм.

Зараженность популяции водяного ослика скребнем носит ясно выраженный сезонный характер. Однако, учитывая отсутствие зараженности и высокую численность мелких рачков (длиною до 4 мм) в весенне-осенний период, мы рассмотрим зараженность не всей популяции в целом, а только ее части, состоящей из особей длиною более 4 мм (рис. 5). Расчет вышеназванного показателя относительно всего размерного ряда в определенной степени исказил бы картину динамики заражения.

В весенние месяцы зараженность рачков составляет 1,5%. Сама по себе эта величина довольно незначительна, но, учитывая вероятное изменение в поведении зараженных особей и весеннюю пищевую активность окончательных хозяев, ее оказывается вполне достаточно для поддержания высокого уровня зараженности последних. В летний период, в связи с интенсивным выделением яиц самками скребня, происходит заражение рачков и повышение экстенсивности инвазии (2,6% в июне 1982 г). Снижение процента зараженности рачков в июле 1982 г. объясняется увеличением численности старших возрастных групп осликов за счет естественного роста животных (рис. 2, 3, 5). Своего максимума зараженность достигает осенью как в 1982, так и в 1983 гг., составляя 3,3 и 3,4% соответственно. Аналогичная картина приводится в работах ряда авторов (Андрюк, 1976, Camp, Huizinga, 1980). На рис. 5 мы не приводим данных по интен-

Таблица 2

Зараженность старших возрастных групп водяного ослика (особи свыше 4 мм длиной) в разные сезоны 1982—1983 гг.

Годы	Зараженность, %			
	весна	лето	осень	зима 1982—1983 гг
1982	1,5	2,0	2,6	0,5
1983	1,6	2,2	2,7	—

сивности заражения, так как во всем исследованном материале не были обнаружены рачки, имеющие в полости тела более одной акантеллы. Выявление более ранних стадий развития паразита в промежуточном хозяине не входило в задачу исследования, так как нас в первую очередь интересовали фактические, а не потенциальные возможности рачков как одного из звеньев в цикле развития паразита.

В рассматриваемом вопросе довольно показательна картина динамики заражения рачка, полученная на основе данных, осредненных по сезонам года (табл. 2) Приведенные в таблице данные наглядно демонстрируют ход заражения, изложенный выше. Резкое падение зараженности рачков в зимний период до 0,5%, хотя и соответствует, по нашему мнению, реальному ходу инвазионного процесса, все же является заниженным. Это объясняется недостаточным количеством материала, исследованного зимой из-за трудностей его сбора. Истинное значение экстенсивности инвазии рачков в зимний период должно находиться в пределах весенних показателей или быть несколько выше.

Как мы указывали, не было найдено ни одного рачка, имеющего в полости тела более одной акантеллы скребня. По-видимому, это связано с тем, что интенсивно зараженные особи гибнут или выедаются в первую очередь. В связи с этим интерес представляют данные об изменениях, вызываемых паразитом в организме хозяина, как причине его вероятной гибели. Ю. Ф. Петров (1980) отмечает, что биохимический состав тканей бокоплавов, неинвазированных и инвазированных одной личинкой скребнем рода *Polymorphus*, почти одинаков. В то же время сравнение с рачками, зараженными двумя и более личинками, дало существенные различия (у зараженных все показатели ниже). Этот же автор указывает, что зимний период переживают только особи с одной личинкой паразита. По-видимому, это одно из проявлений механизма регуляции плотности популяции паразита, который опосредованно влияет и на численность популяции промежуточного хозяина. Следует также отметить, что на протяжении всего периода исследования мы не выявили ни одной самки водяного ослика, зараженной скребнем. Возможно, это случайное явление, хотя, учитывая количество исследованного материала (более 10 тыс. особей), такое предположение кажется маловероятным. Предполагаемая экспериментальная проверка позволит разрешить этот вопрос окончательно.

Динамика численности и биомассы *A. lucii* в популяции промежуточного хозяина

В процессе работы была предпринята попытка рассчитать абсолютную численность и биомассу паразита (точнее, акантелл) в промежуточном хозяине. Насколько нам известно, подобных данных, за исключением работы А. А. Шигина (1980), в литературе нет. Полученные данные представляют определенный интерес с точки зрения общей характеристики состояния популяции во времени.

Динамика абсолютной численности и биомассы скребня в популяции водяного ослика оз. Березица приведена в табл. 3. Абсолютную численность старших возрастных групп рачков, имеющих длину не менее 4 мм, определяли, исходя из их численности на 1 $м^2$ и площади водоема; численность и биомассу акантелл — исходя из параметров заражения и сырой массы личинок паразита. Из таблицы видно, что численность и биомасса скребня изменяются в пределах 197,1—885,0 тыс. особей и 132—593 г в 1982 г. и 153,2—1052,6 тыс. и 103—705 г в 1983 г. Минимальные значения вышеуказанные показатели имеют в мае как 1982, так и 1983 гг. Это, в первую очередь, обусловлено падением численности размерных групп животных, являющихся потенциальными носителями паразита, в этот период. Летом идет

Таблица 3

Динамика абсолютной численности и биомассы скребня *A. lucii* в популяции водяного ослика (1982—1983 гг.)

Месяц	Абс. числ. рачков, млн. экз.	Зараженность, %	Инд. обил.	Абс. числ. скребня, тыс. экз.	Абс. биомасса скребня, г
Март	18,1	1,4	0,014	253,5	170
Апрель	13,7	1,8	0,018	246,2	165
Май	13,1	1,5	0,015	197,1	132
Июнь	32,4	2,6	0,026	842,4	564,4
Июль	39,2	1,9	0,019	745,5	499,5
Август	30,8	1,9	0,019	584,8	392
Сентябрь	26,8	3,3	0,033	885,0	593
Октябрь	26,1	2,4	0,024	626,4	420
Ноябрь	21,6	2,1	0,021	453,6	304
Декабрь	17,1	1,6	0,016	274,4	184
В среднем за 1982 г.	23,9	2,0	0,020	510,9	328
Январь	11,7	—	—	—	—
Февраль	11,7	—	—	—	—
Март	16,8	2,3	0,023	386,2	259
Апрель	13,3	1,4	0,014	186,5	125
Май	12,1	1,3	0,013	153,2	103
Июнь	18,0	1,6	0,016	288,0	193
Июль	32,1	2,3	0,023	736,9	494
Август	26,3	2,8	0,028	751,6	503,5
Сентябрь	26,8	2,5	0,025	662,4	444
Октябрь	30,9	3,4	0,034	1052,6	705
Ноябрь	14,4	2,3	0,023	331,2	222
В среднем за 1983 г.	19,5	1,8	0,018	413,5	277,1

нарастание биологического потенциала популяции паразита, который достигает максимума осенью. Анализируя среднегодовые показатели, можно отметить, что они близки по своим абсолютным значениям, хотя и наблюдается их некоторое снижение в 1983 г.

Подводя итог всему вышеизложенному, можно сказать, что полученные данные свидетельствуют о взаимообусловленности биологических процессов, протекающих как в популяции паразита, так и в популяции хозяина, и, в частности, о наличии межпопуляционных механизмов регуляции численности рассматриваемых организмов.

ЛИТЕРАТУРА

Андрюк Л. В. Зараженность водяного ослика (Asellus aquaticus) личинками скребней рода Acanthocephalus в бассейне верхнего Днепра.— В кн.: 2 Всесоюзн. симпоз. по болезням и паразитам водных беспозвоночных (тез. докл.). Л., Наука, 1976, с. 5.

Андрюк Л. В. Циклы развития скребня Acanthocephalus lucii (Echinorhynchidae).— Паразитология, 1979, т. 13, № 5, с. 530—539.

Бауер О. Н., Лопухина А. М. Популяция и динамика ее численности у гельминтов.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1977, т. 27, с. 169—180.

Белякова Ю. В. Биология и динамика численности личинок Psilochasmus oxyurus (Crepl., 1825) (Trematoda: Psilostomidae) в водоемах Кургальдинского заповедника.— В кн.: Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Тез. докл. Вильнюс, 1980, с. 8—9.

Вальтер Е. Д., Кондрашкова А. Н., Попова Т И. Carpella septentrionalis (Knouer) — промежуточный хозяин скребня Echinorhynchus gadi Müller, 1776.— В кн.: Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Тез. докл. Вильнюс, 1980, с. 19—20.

Петров Ю. Ф. Выживаемость водных беспозвоночных, инвазированных личинками гельминтов, в зимний период.— В кн.: Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. Тез. докл. Вильнюс, 1980, с. 83—84.

Шигин А. А. Трематоды рода Diplostomum в биоценозах форелевого хозяйства «Сходня».— В кн.: Гельминты водных и наземных биоценозов. М., Наука, 1980, с. 140—202.

Шапкарев Ј. А., Ангеловский П. С. Екологија и распространуванье на Asellus aquaticus L. (Isopoda: Asellidae) во Дојранското езеро.— Годишен зборник, биол. ф-т ун-та «Кирил и Методиј», Скопје, 1977, т. 30, с. 57—77.

Anderson E. Life cycle and growth of Asellus aquaticus (L) with special reference to the effects of temperature.— Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottingholm, 1969, vol. 49, p. 5—26.

Camp J. W., Huizinga H. W Seasonal population interactions of Acanthocephalus dirus (Van Cleave, 1931) in the Creek chub, Semotilus atromaculatus, and isopod, Asellus intermedius.— J. Parasitol., 1980, vol. 66, N 2, p. 299—304.

Chambers M. R. A comparison of the population ecology of Asellus aquaticus (L) and Asellus meridianus Rac. in the reed beds of Tjeukemeer.— Hydrobiologia, 1977, vol. 53, N 2, p. 147—154.

Helluy S. Un mode de favorisation de la transmission parasitaire: la manipulation du compotement de l'hote intermediaire.— Rev. ecol., 1983, vol. 38, N 2, p. 221—223.

Holmes J. C., Bethel W M. Modification of intermediate host behaviour by parasites.— J. of Linnean Society, 1972, vol. 51, suppl. 1, p. 123—149.

Nickol B. B., Dappen G. E. Armadillidium vulgare (Isopoda) as an intermediate host of Plagiorhynchus cylindraceus (Acanthocephala) and isopod response to infection.— J. Parasitol., 1982, vol. 68, N 4, p. 570—575.

Oetinger D. F., Nickol B. B. Developmental relationships between acanthocephalans and altered pigmentation in freshwater isopods.— J. Parasitol., 1982, vol. 68, N 3, p. 463—469.

Prus T Experimental and field studies on ecological energetics of Aselllus aquaticus L. (Isopoda). III. Population dinamics on the background of macrobenthos occurrence in the litoral zone of Powsinskie lake.— Ecologia polska, 1977, vol. 25, N 1, p. 59—74.

ASELLUS AQUATICUS — INTERMEDIATE HOST OF THE ACANTHOCEPHALAN ACANTHOCEPHALUS LUCII: DYNAMICS OF THE ABUNDANCE, POPULATION STRUCTURE AND ACANTHOCEPHALAN INFECTION

V. G. Serov

SUMMARY

Data of two years investigation of Asellus aquaticus population in the Lake Beresiza (Belorussia) are discussed. Dynamics its abundance and population structure, as well as several indexes, showing the rate of *Acanthocephalus lucii* infection have been studied. Two peaks of abundance of *A. aquaticus* population (one in spring and another in autumn) have been noted. The numbers of it in spring are much higher than that in autumn. The rate of infection is influenced by the season. Its minimum has been noted in spring and maximum in autumn. It has been elucidated that only isopodes not less than 4 mm and not more than 10 mm length are infected. Seasonal changes of parasite infections in different age groups are shown. An attempt to the absalute abundance and biomass of *A. lucii* in the population of the intermediate host is made.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ СВОЙСТВ ПОЧВЫ НА ПАРАЗИТО-ХОЗЯИНУЮ СИСТЕМУ ФИТОНЕМАТОДЫ И РАСТЕНИЯ «PRATYLENCHUS FLAKKENSIS — POA PRATENSIS»

А. Ю. Рысс

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Автор этой работы обнаружил, что при пересадке зараженных фитонематодами *Pratylenchus flakkensis* растений мятлика *Poa pratensis* из почвы в чистый песок происходит освобождение растений от паразитов. Статья посвящена выяснению причин этого явления. Ввиду того, что в работе последовательно ставился ряд различных задач и использовались разные методики, характер изложения несколько отличается от общепринятого. После постановки проблемы, описания методики и результатов каждого опыта производится обсуждение и постановка вопросов для следующего опыта. В начале работы приводятся лишь описание материала, а также ряда методик, использованных на протяжении всей работы.

Материал

Растения мятлика *Poa pratensis* взяты с одного из синантропных лугов города Ленинграда. При исследовании корней обнаружено, что они обильно заражены одним видом рода *Pratylenchus* — *P. flakkensis*. Просмотр около 500 самок пратиленхов выявил, что все они относятся к этому виду. Почва в этом месте представляла собой легкий суглинок. В ходе опытов использована стерилизованная и нестерилизованная почва из очага заражения. Опыты проводились с мая по август 1981 г.

Методики, использованные на протяжении всей работы

Стерилизацию почвы производили при температуре 500—600° на протяжении 3 ч в закрытом эмалированном боксе. После стерилизации почву использовали для опытов не ранее чем через 2 недели. Перед опытом почву контролировали на отсутствие нематод методом нематодных фильтров.

Окраску корней производили кислым фуксином по Гуди (Деккер, 1972)

Выбор песка и глины Чистый светло-желтый песок подвергали многократной промывке водопроводной водой, после чего

его сортировали по размерам частиц: 1) менее 0,1 мм, 2) от 0,1 до 1 мм, 3) от 1 до 3 мм. Сортировку производили с помощью сит с соответствующим размером ячеек. В опытах также использовали синюю кембрийскую глину, взятую в Лужском районе Ленинградской области вблизи г. Оредеж.

Температурный режим В ходе вегетационного опыта температура колебалась от 15 до 22°, в остальных опытах от 18 до 21°.

Измерение интенсивности инвазии Отмытые от почвы зараженные корни измельчали с помощью ножниц на фрагменты длиной 0,5—1 см и помещали в воду на 12 ч. Нематод, вышедших в воду, подсчитывали в часовом стекле под бинокуляром. Для этого использовали узкую пипетку, с помощью которой нематод последовательно удаляли из часового стекла. Пратиленхи под бинокуляром легко отличимы от других нематод. После этого вычисляли отношение общего числа нематод, обнаруженных в исследованном образце корней, к объему корней. В качестве единицы измерения использовали число особей в 1 $см^3$ корней (ос./$см^3$). Для серии образцов, использованных в опыте, определяли среднюю интенсивность инвазии на 1 $см^3$ корней и ошибку среднего.

Измерение объема корней Растение с тщательно отмытыми от почвы и обсушенными с помощью фильтровальной бумаги корнями погружали в мерный цилиндр с водой до границы корневой системы с надземной частью растения. Объем измеряли по количеству вытесненной корневой системой жидкости в мерном цилиндре. В ходе опыта были использованы зараженные растения мятлика из очага *Pratylenchus flakkensis* объемом корней 15—25 $см^3$

Выделение нематод из почвы (контроль стерильности почвы) производили с использованием молочных фильтров. Экспозиция составляла 12 ч.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

1. Денематизация

Опыты проводили в мае — июне 1981 г. в помещении при естественном солнечном освещении. В работе использовали вегетационные сосуды объемом 1 $дм^3$ (детские пластмассовые ведра, размеры указаны на рис. 1), в дне которых было сделано 30 отверстий, равномерно распределенных по площади дна. Вегетационные сосуды ставились в пластмассовые поддоны. Полив производили 1 раз в 3 дня. Для этого поддоны наполнялись водой так, чтобы влага поступала к корням растения снизу.

Исходная интенсивность инвазии пратиленхами составляла 14 ± 2 ос./$см^3$ корней. Растения пересаживали из очага заражения в вегетационные сосуды, 10 из которых содержали чистый песок размером частиц 0,1—1 мм, а другие 10 — стерилизованную почву (контроль). Через 2 месяца оценивали интенсивность инвазии. В сосудах, содержащих песок, она составила $0{,}5 \pm 0{,}02$ ос./$см^3$,

а в контроле 14±4 ос./см^3 корней. В 2 вегетационных сосудах с песком нематод обнаружено не было.

Таким образом, при замене почвы на чистый песок происходит явление денематизации мятлика от *P flakkensis*.

2. Явление «опускания» нематод в песке

2.1. Нарушение процесса миграции пратиленхов

Пратиленхи мигрируют из корней в почву и в обратном направлении. В корнях осуществляется питание и размножение этих эндопаразитических нематод. Между почвенной частью популяции (*ПЧП*) и корневой частью популяции (*КЧП*) существует непрерывный обмен. Если погрузить корни зараженного растения в воду, пратиленхи лишаются возможности вернуться в корень: они падают на дно экспериментального сосуда. На этом основан метод выделения пратиленхов из корней. Помещение зараженных корней в песок изменяет условия существования *ПЧП* по сравнению с почвой. По нашим наблюдениям, нематоды *P. flakkensis* способны жить в отстоенной в течение 1 суток водопроводной воде не менее 2 недель. Не отстоенная вода вызывает гибель нематод. Поскольку зараженные корни были помещены в чистый промытый песок и их увлажняли отстоенной водой, маловероятно, что причиной денематизации является смерть нематод в песке. Можно предположить, что нематоды по каким-то причинам слишком далеко удаляются от прикорневой зоны и не могут возвратиться назад в корень.

Для проверки этого предположения видоизменили емкости, в которые помещали корни. Дно вегетационного сосуда удаляли, и на его место с помощью пластикового кольца устанавливали кусок капронового газа диаметром ячеи 100 мкм. С внутренней стороны на поверхность сосуда наносили по вертикальной линии мерные риски на расстоянии 1 см одна от другой. Вегетационный сосуд, таким образом, превращался в экспериментальную камеру (*ЭК*, рис. 1), представлявшую собой некоторое подобие сита. В *ЭК* засыпали промытый песок размером частиц 0,1—1 мм слоем высотой 3 см. Затем устанавливали зараженное растение, корни которого засыпали сверху песком до общей высоты слоя в камере 5 см. *ЭК* ставили в поддон с водой. В качестве поддона использовали пластиковую терку для холодных пищевых продуктов в виде тарелки диаметром 15 см и высотой 3 см с носиком. На дне поддона в центральной части находился слой мелких пластмассовых пирамидок высотой 2 мм, обеспечивавших наличие некоторого пространства между нижней поверхностью *ЭК* и дном поддона. Через сутки жидкость исследовали и в ней оказалось значительное количество пратиленхов (100—300 особей на образец корней). Опыт был повторен с 20 образцами зараженных растений. Средний суточный выход был равен 25±4 ос./см^3 корней. Это подтвердило предположение, что в песке имеет место удаление нематод *ПЧП* от прикорневой зоны.

2.2. «Опускание» нематод

Однако причины удаления *ПЧП* от корней оставались неясными. Если зараженное растение удаляли из *ЭК*, то исследованная через 24 ч вода в поддоне содержала некоторое количество пратиленхов. Однако в следующие сутки нематоды не были обнаружены в поддоне (20 повторностей) Песок в *ЭК* после 24 ч стояния без корней исследовали на содержание пратиленхов. Для этого песок взбалтывали с некоторым количеством чистой воды и, после того как песок оседал, воду процеживали через сито с диаметром отверстия 20 мкм. Пратиленхи не были обнаружены. Это означает, что в 3-сантиметровом слое песка происходило опускание нематод в нижние слои и затем в воду за период времени менее 1 суток. Более того, вниз опускаются все нематоды *ПЧП*, не удерживаясь в слое субстрата на какое-либо значительное время, т. е. имеет место не только явление «опускания», но и отсутствие задержки какой-либо части *ПЧП* в слое субстрата.

2.3. Проверка вывода о существовании «опускания» пратиленхов

Для проверки этого вывода был поставлен опыт с целью выяснения, возможен ли подъем нематод вверх в *ЭК*. Для этого поверх 2 см слоя песка в *ЭК* равномерно укладывали корни зараженного растения и сверху засыпали слоем песка высотой 3 см. Стеблевую часть при этом выводили по краю борта *ЭК* наверх (рис. 2). *ЭК* ставилась в поддон с водой, через 3 суток верхний 3-сантиметровый слой исследовали на наличие нематод. Для этого, как описывалось выше, песок взбалтывали с некоторым количеством чистой воды, которую затем процеживали через мелкое сито. Пратиленхи в слое обнаружены не были (5 повторностей), хотя в поддоне ежесуточно обнаруживали 100—250 особей этих нематод на образец корней. В верхнем исследованном слое, однако, имелось значительное количество нематод отрядов рабдитид и дорилаймид из ризосферы мятлика.

Таким образом, для пратиленхов, в противоположность некоторым другим нематодам, невозможно поднятие в песке, насыщенном

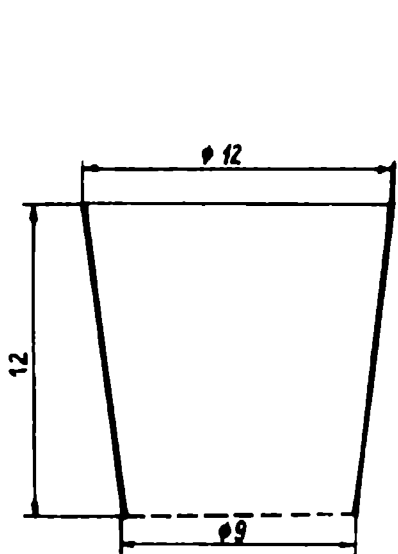


Рис 1. Экспериментальная камера (*ЭК*)

Снизу пунктиром обозначено сито.

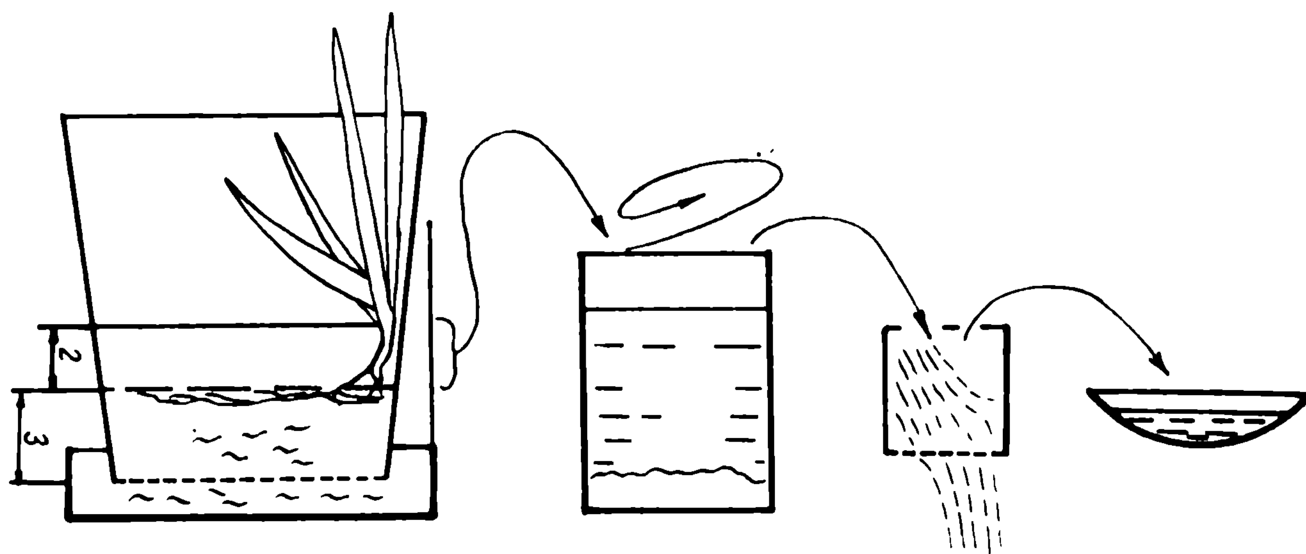


Рис. 2. Опыт с целью выяснения, происходит ли в песке подъем нематод вверх.

Верхний 2-сантиметровый слой песка вынимается из камеры, взбалтывается в стакане с водой, после оседания песка вода процеживается сквозь сито и остаток на сите смывается в часовое стекло и исследуется.

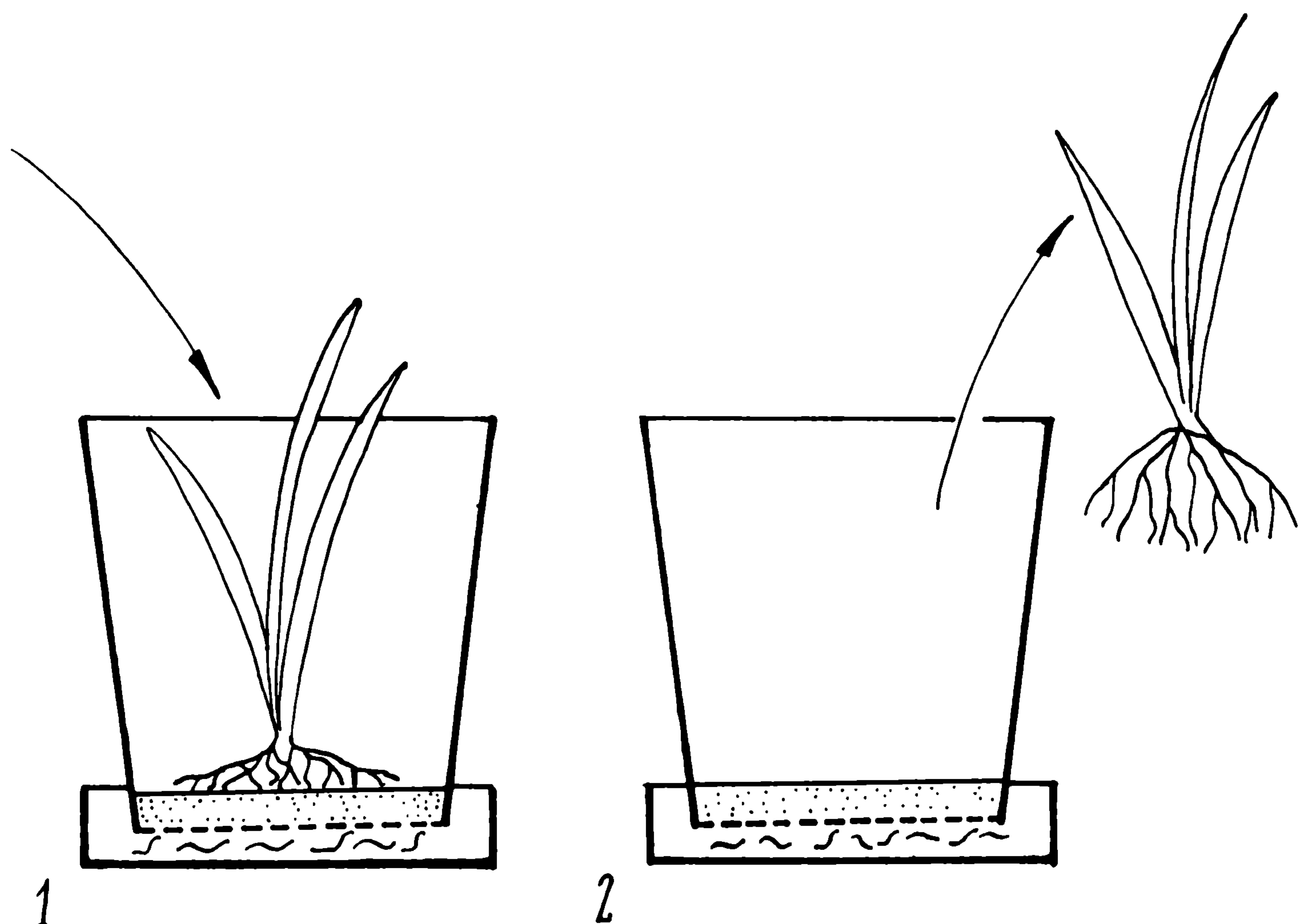


Рис. 3. Определение скорости опускания нематод в слое песка высотой 1 см.

1 — проницаемость (*П*) — время, через которое начинается выделение пратиленхов после помещения на слой зараженного растения; *2* — удерживаемость (*У*) — время, по прошествии которого выделение нематод прекращается после изъятия зараженного растения.

водой. В последнем происходит явление достаточно быстрого опускания всей *ПЧП* вниз, являющееся причиной удаления *ПЧП* от корней и нарушения обмена между *ПЧП* и *КЧП* Так как высота подъема воды за счет капиллярных сил в песке размером частиц 0,1—1 мм не менее 20 см (Роде, 1963), то при увлажнении вегетационного сосуда с песком в ходе опыта по пересадке растений песок был полностью насыщен водой. Очевидно, это в конечном счете и привело к денематизации зараженных растений. Причины «опускания» исследованы ниже.

3. Оценка параметров процесса «опускания» в песке, почве и моделях-субстратах

3.1. «Опускание» в слое песка и параметры этого процесса

Вначале была определена скорость процесса «опускания» в слое песка высотой 1 см. Зараженное растение помещали сверху 1-сантиметрового слоя песка в *ЭК* (рис. 3). Воду в поддоне просматривали через интервалы времени, равные 30 мин. При исследовании песка размером частиц 0,1—1 мм пратиленхи появлялись в поддоне в интервале 1,0—1,5 ч после вложения зараженного растения. После этого момента выделение пратиленхов продолжалось непрерывно (20 повторностей). После удаления зараженного растения выделение нематод прекращалось в интервале 2,0—2,5 ч (20 повторностей). При использовании песка размером частиц 1—3 мм пратиленхи появлялись в поддоне через 0,5—1,0 ч после начала опыта (20 пов-

Проницаемость (*П*) и удерживаемость (*У*) различных субстратов для нематод *P. flakkensis* для слоя субстрата высотой 1 см

	Песок из частиц 1—3 мм	Песок из частиц 0.1—1.0 мм	Смесь глины с песком 1:2	Песок с органикой	Корни пшеницы в песке	Песок с моделью корней из бумаги	Почва
П	0.5—1.0 ч	1.0—1.5 ч	2.0—2.5 ч	1.5—2.0 ч	1.0—1.5 ч	1.0—1.5 ч	1.5—2.0 ч
У	1.0—1.5 ч	1.5—2.0 ч	2 сут.	4 сут.	более 2 недель	0.5—1 сут.	4—7 (5±1.0) сут.

торностей) Выделение прекращалось через 0,5—1,0 ч после изъятия зараженного растения (20 повторностей). После окончания выделения песок исследовали на наличие нематод, как описано выше. Пратиленхов не было обнаружено в песке размером частиц 0,1—1 мм и 1—3 мм. Таким образом, все пратиленхи достаточно быстро проходят сквозь слой песка вниз, не задерживаясь в нем на длительное время.

Как будет показано ниже, показатели процесса «опускания» исследовали в сравнительном плане на различных субстратах, поэтому представляется целесообразным введение специальной терминологии для обозначения характеристик процесса «опускания». Наименьшее время, необходимое для прохождения пратиленхами слоя среды высотой 1 см, можно обозначить как проницаемость *(П)* этой среды для данного вида пратиленхов. Время, в течение которого нематоды способны удерживаться в слое среды высотой 1 см, можно обозначить как удерживаемость *(У)* пратиленхов в данной среде. Для песка размером частиц 0,1—1 мм проницаемость *(П)* равна 1,0—1,5 ч, удерживаемость *(У)* — 1,5—2,0 ч; для песка размером частиц 1—3 мм *П*=0,5—1,0 ч, *У*=0,5—1,0 ч (см. табл.).

3.2. «Опускание» в почве

Почву помещали на слой песка (размер частиц 0,1—1 мм) в *ЭК*, поставленной в поддон с водой (рис. 4). За счет капиллярных сил подъем воды в средах размером частиц до 1 мм должен составить не менее 20 см (Роде, 1963), поэтому слой песка и почвы были полностью пропитаны водой. Действительно, наблюдался массовый выход нематод в поддон с водой из слоя почвы. Выход пратиленхов, как и других нематод, продолжался несколько дней. Для *P. flakkensis* из почвы, взятой из очага заражения, время выхода составляло для слоя почвы высотой 1 см 4—7 (5±1,0) дней (15 повторностей) и затем прекращалось (табл.).

В другом варианте опыта использовалась стерилизованная почва из исходного очага заражения. Чтобы избежать загрязнения воды в поддоне *ЭК* органическими и глинистыми частицами, слой почвы помещали на слой песка в *ЭК* (рис. 5). Высота каждого слоя составляла 1 см. Сверху на слой почвы помещали зараженное растение мятлика. Через 30-минутные интервалы воду в поддоне исследовали на наличие пратиленхов. Пратиленхи появлялись в воде в интервале

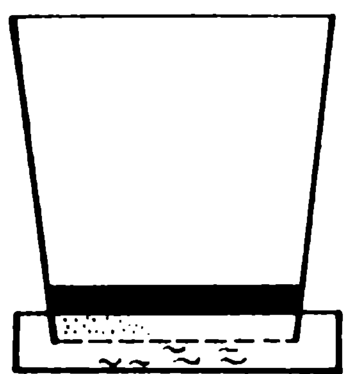


Рис. 4. Измерение времени выделения пратиленхов из слоя зараженной почвы

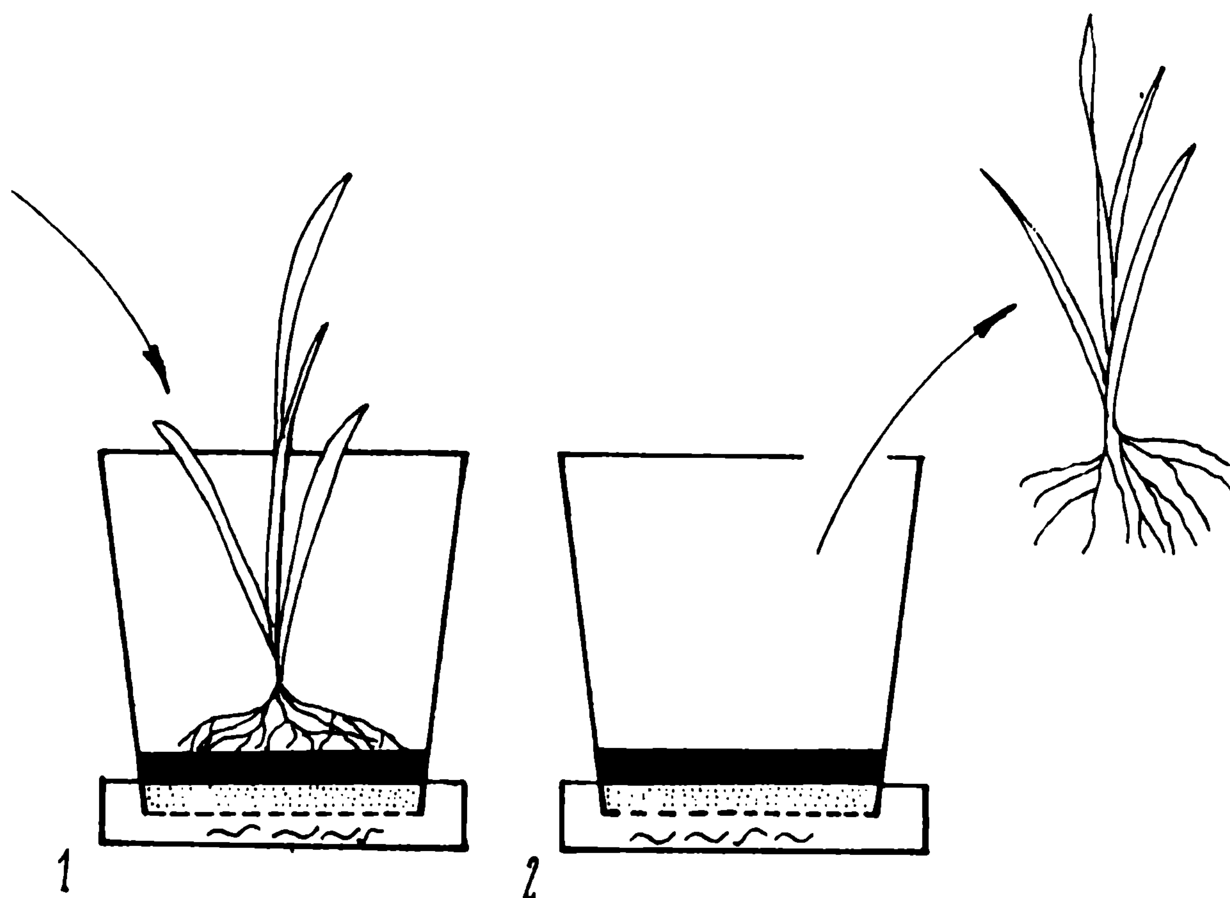


Рис. 5. Прохождение нематод через слой стерилизованной почвы.
1 измерение проницаемости (*П*), *2* — измерение удерживаемости (*У*)

3—3,5 ч с момента начала опыта (10 повторностей). Время прохождения двух слоев *(Т)* равно сумме времени прохождения слоя почвы и времени прохождения слоя песка: $T = t_{почвы} + t_{песка}$. Время прохождения слоя песка, как уже говорилось, составляет 1—1,5 ч. Соответственно, для почвы *П* = (3—3,5) — (1—1,5) = 2 ч. Во время нахождения зараженного растения в *ЭК* выделение пратиленхов происходило непрерывно. Через 24 ч зараженное растение изымали. Выделение пратиленхов в *ЭК* после этого продолжалось 4—7 (5 ± 1,0) суток (10 повторностей). Значит, для почвы из очага заражения *П* = 2 ч, *У* = 4—7 (5 ± 1,0) суток.

Итак, даже при переувлажнении, в условиях заполнения пор водой, пратиленхи лучше удерживаются в почве, чем в песке.

3.3. Выявление барьеров стабилизации в почве

Для выяснения, какие свойства системы «растение — почва» ответственны за отличие последней от системы «растение — песок» в отношении удерживаемости *(У)* использовали различные субстраты, представляющие собой модели почвы и системы «растение — почва». При этом для 1-сантиметрового слоя каждого субстрата измеряли величины *П* и *У* Почва в очаге заражения отличалась от песка более тяжелым механическим составом и присутствием органики. Целесообразно проверить, играют ли роль эти отличительные свойства в стабилизации нематод в пространстве.

3.3.1. Значение различий механического состава субстрата Составляли различные объемные смеси глины и песка (1:3, 1:2, 1 1, чистая глина). Проницаемость и удерживаемость субстратов измеряли для слоя грунта высотой 1 см, как

это было описано выше для подвергшейся стерилизации почвы. Для приготовления объемных смесей использовали песок размером частиц 0,1—1 мм. Было выяснено, что через слой чистой глины и смеси глины с песком в отношении 1 1 пратиленхи вообще не проникали. Это заключение было сделано на основании наблюдения в течение 2 суток за 5 образцами каждой из 2 разновидностей субстратов. Через слой глины и песка 1:3 и 1:2 пратиленхи были способны проникать. Характеристики процесса «опускания» оценивали для смеси глины и песка 1:2, соответствующей по механическому составу среднему суглинку. Проницаемость смеси составила 2—2,5 ч, удерживаемость 2 суток (табл.). Опыт был повторен 10 раз, и в каждом случае получены одинаковые результаты. Таким образом, наличие в почве глинистых частиц увеличивает способность почвы к удержанию инвазии, однако высокое содержание глины в почве делает последнюю непроницаемой для пратиленхов данного вида.

3.3.2. Значение почвенной органики Исследовали свойства песчаной почвы с внесением значительного количества органики. Использовали два образца почвы. Первый образец взят из очага заражения *P. penetrans* и подвергнут стерилизации. Второй образец не содержал пратиленхов и потому не подвергался термообработке. Параметры процесса «опускания» исследовали, как это было описано выше для образцов почвы. Для каждого изучаемого образца производили по 10 повторностей. Для обоих образцов проницаемость равна 1,5—2 ч, удерживаемость 4 суток. Таким образом, наличие в почве органики является стабилизирующим фактором для *P. flakkensis*.

3.3.3. Роль корневой системы До сих пор мы рассматривали значение некоторых свойств почвы для нематод. При этом подразумевалась почва, лишенная корней. Однако в очаге инвазии *P. flakkensis* почва густо пронизана корнями растений. Как уже говорилось, при неблагоприятных почвенных условиях, при помещении в песок корни способны удерживать инвазию длительное время (свыше 2 месяцев). Это явление объясняется тем, что пратиленхи являются эндопаразитическими нематодами, использующими корни как среду обитания. Можно полагать, что наличие корней также влияет на свойства субстрата.

Для проверки этого предположения в песке проращивали семена пшеницы в течение 1 недели. Затем корни проростков отмывали от песка. Несколько проростков с общим объемом корней 3 $см^3$ помещали в *ЭК* на слой песка толщиной 1 см. При этом корни равномерно распределяли по верхней поверхности слоя песка так, что отдельные корневые стержни располагались в один слой и между ними оставалось расстояние, примерно равное 1 мм. Стеблевые части проростков в одном пучке выводили по борту *ЭК* наверх (рис. 6). Сверху корни пшеницы закрывали слоем песка высотой 1 см. На этот слой песка помещали зараженное растение мятлика, корни которого сверху засыпали песком. После этого *ЭК* ставили в поддон с водой. Выход пратиленхов начинался через 2—2,5 ч

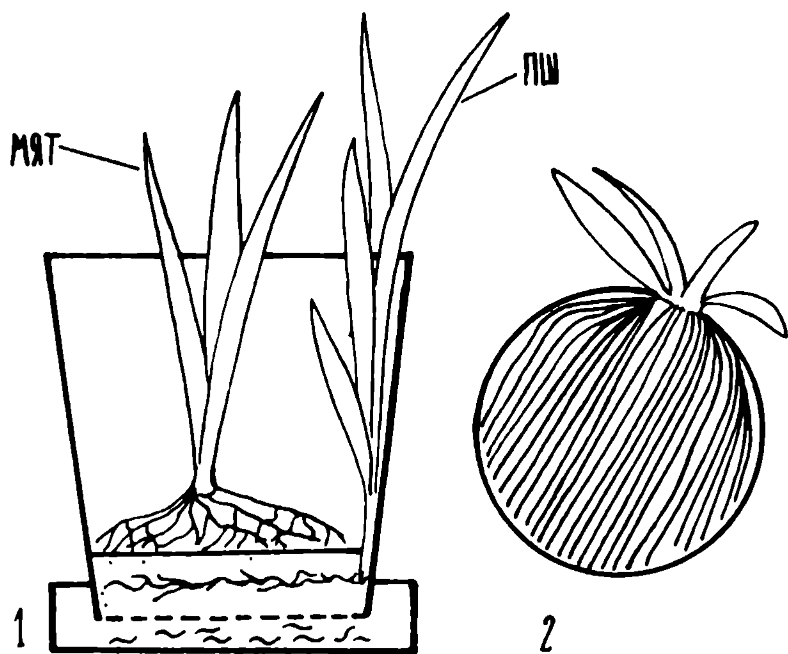


Рис. 6. Прохождение нематод через слой песка с корнями проростков пшеницы.

1 — общее расположение зараженного растения мятлика (*мят*) и проростков пшеницы (*пш*), а также двух слоев песка высотой 1 см каждый в *ЭК*; *2* — слой песка с расположенными на нем корнями проростков пшеницы (*вид сверху*)

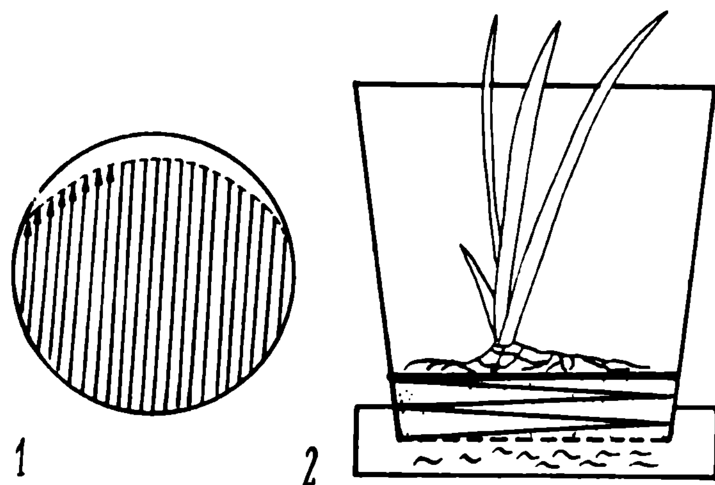


Рис. 7 Прохождение нематод через слой песка с бумажной моделью корней.

1 — кружок бумаги; *стрелками* показано направление разрезов, *пунктиром* — линия сгиба, *2* — показано расположение двух изогнутых кружков бумаги в слое песка.

(10 повторностей) и продолжался с этого момента постоянно. Значит, проницаемость 2-сантиметрового слоя песка с корнями пшеницы в центральном сечении равна 2—2,5/2=(1—1,5) ч (с точностью до 0,5 ч), т. е. не отличается от проницаемости слоя песка без пшеницы. Через 24 ч зараженное растение изымали. Несмотря на это, выход пратиленхов продолжался длительное время. При исследовании *ЭК* с проростками пшеницы через 2 недели выяснилось, что выделение пратиленхов продолжалось (5 повторностей). Окраска корней кислым фуксином позволила обнаружить заражение корней пратиленхами.

Так как корни растений подвергаются заражению пратиленхами, выяснить роль поверхности корней в удерживающей способности почвы оказалось затруднительно, поэтому была использована модель корней из бумаги. Для изготовления модели использовались два круга из миллиметровой бумаги диаметром, равным диаметру верхней плоскости 1-сантиметрового слоя песка в *ЭК* — 8 см. Каждый круг с помощью ножниц рассекали на полоски шириной 1 мм. Полоски разрезали так, чтобы оставалось некоторое расстояние от края бумажного круга (рис. 7). Затем полоски круга разгибались попеременно в разные стороны от исходной плоскости круга так, что в поперечном сечении круг принимал форму треугольника (рис. 8). Оба кружка располагали в слое песка высотой 1 см в *ЭК*, как это показано на рис. 8. Оценку характеристик процесса «опускания» производили, как это описано выше. Проницаемость для этой модели равна 1,0—1,5 ч, удерживаемость 0,5—1 суток (10 повторностей). Исходя из данных этой модели, можно полагать, что корни повышают способность почвы к удержанию инвазии *P. flakkensis*.

4. Явление «опускания» на наглядных моделях

«Опускание» было впервые отмечено Уоллесом (Wallace, 1963), который указал, что в песке при достаточно большом размере частиц

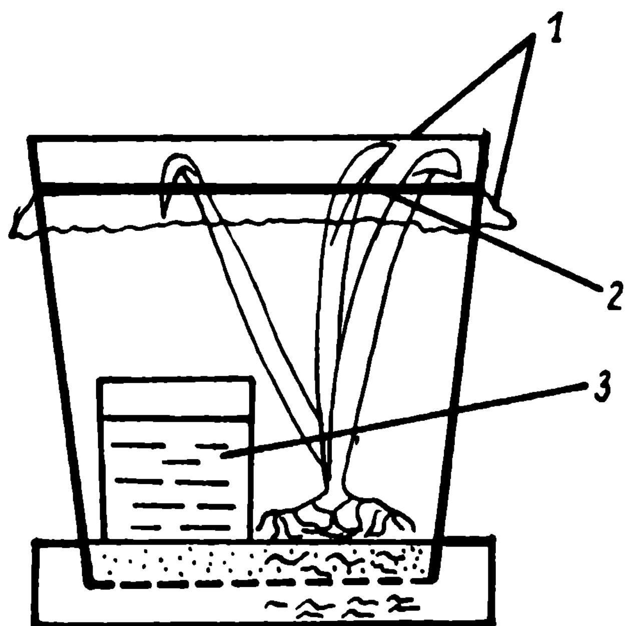


Рис. 8. Создание атмосферы насыщенного водяного пара над слоем песка.

1 — полиэтиленовая пленка, *2* — резиновый тяж, *3* — полиэтиленовая чашка с водой.

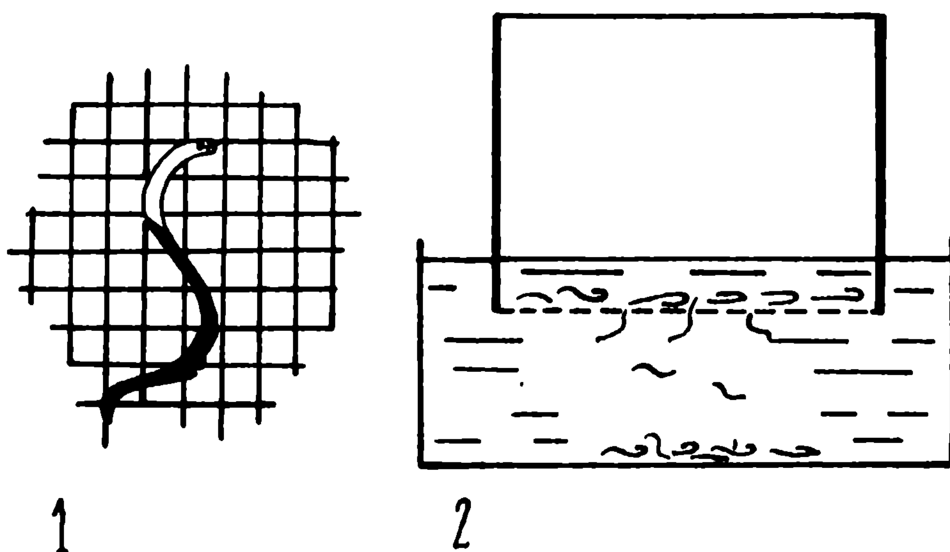


Рис. 9. Падение активно подвижных нематод-пратиленхов сквозь сито величиной ячейки 40 мкм.

1 — вид сверху нематоды на сите, *2* — общая

(и, соответственно, пор) при условии заполнения пор водой наблюдается это явление. Уоллес объяснил его действием гравитации и сравнил «опускание» с медленным падением. Действительно, нематоды находятся в совершенно однородной среде из одинаковых частиц, все промежутки между которыми заполнены водой. Можно было бы предположить, что за счет испарения воды с верхней поверхности слоя песка (или почвы) происходит ток воды снизу вверх, и это движение жидкости является стимулом для движения нематод вниз (реотаксис). Для проверки этого предположения автор настоящей статьи поставил следующий простой опыт. На поверхность песка ставили полиэтиленовую чашку с водой и сверху *ЭК* плотно закрывали, чтобы создать над поверхностью слоя песка насыщенный водный пар и, таким образом, прекратить незначительный ток жидкости (рис. 8). При этом, однако, выделение нематод продолжалось. Выход нематод за 24 ч составил до создания атмосферы насыщенного водного пара 24 ± 4 ос./см^3 корней, а после создания этой атмосферы сохранил свое значение 24 ± 4 ос./см^3 корней. Значения выхода нематод оценены на основании 7 повторностей. Значит, реотаксис не участвует в этом явлении. Более того, о наличии этого таксиса у фитонематод вообще нет достоверных сведений (Wallace, 1963). Остается полагать, что в однородной среде, каковой является песок, поры которого заполнены водой, движение нематод вниз является пассивным и происходит под действием силы тяжести. Этот вывод соответствует точке зрения Уоллеса.

4.1. Модель с ситом

Для того, чтобы убедиться в реальности такого процесса, была использована следующая модель. Брали сито величиной отверстия 40 мкм и сверху на него помещали нематод. Несмотря на то, что длина нематод превышает поперечное сечение отверстия сита, через некоторое время пратиленхи оказывались внизу, т. е. проваливались

через отверстия сита. Нематоды, как известно, обладают способностью проникать сквозь узкие отверстия. Извиваясь, пратиленхи несколько раз «прошивали» плоскость сита, однако через некоторое время не удерживались и падали вниз (рис. 9). Подобное падение является свойством активно подвижных, извивающихся нематод. Фиксированные или мертвые нематоды остаются лежать неподвижно на поверхности сита, но вниз не проникают. Характерно, что все нематоды, проходящие сквозь слой песка, также являются живыми и активно двигающимися. Размер ячеи сита близок к размеру отверстия в используемом нами песке размером частиц 0,1—1 мм, поэтому модель близка к поперечному сечению естественного объекта — песка.

В соответствии с данной моделью «опускание» происходит из-за того, что активные, подвижные нематоды проникают сквозь слой сита, служившего им опорой, и под действием силы тяжести опускаются вниз.

4.2. Перемещение нематод в часовом стекле

Другой наглядной моделью этого процесса, по замечанию Уоллеса близкого к падению, может служить перемещение нематод в часовом стекле. Если взболтать воду в часовом стекле, то нематоды распределяются по поверхности стекла равномерно (рис. 10, *1*). Однако, если после этого оставить часовое стекло в покое, то через 10—12 ч все нематоды сконцентрируются в нижней части, т. е. в самом центре стекла (рис. 10, *2*).

Это происходит потому, что двигаясь и извиваясь, нематоды отталкиваются от поверхности стекла, но не находят себе опоры и соскальзывают вниз.

Если же взболтать часовое стекло, где вместе с нематодами присутствуют частицы глины, то вначале так же, как и в предыдущем опыте, наблюдается равномерное распределение глинистых частиц и нематод на поверхности часового стекла. Через 10—12 ч нематоды, как и в первом опыте, концентрируются в нижней центральной части часового стекла, а частицы глины сохраняют равномерное распределение по всей поверхности стекла (рис. 10, *3*; 10, *4*). Дело в том, что в отличие от нематод, частицы глины неподвижны и сохраняют свое местоположение. Нематоды же подвижны, и, извиваясь, изменяют свое местоположение, соскальзывая вниз. Фиксированные и мертвые нематоды, как и частицы глины, сохраняют равномерное распределение по поверхности часового стекла после взбалтывания неограниченно долго (рис. 10, *5*; 10, *6*). Также неограниченно долго сохраняют равномерное расположение частицы глины в часовом стекле, лишенном нематод.

5. Общее обсуждение

Переувлажнение почвы — фактор, встречающийся в Ленинградской области, где расположен очаг заражения, довольно часто из-за

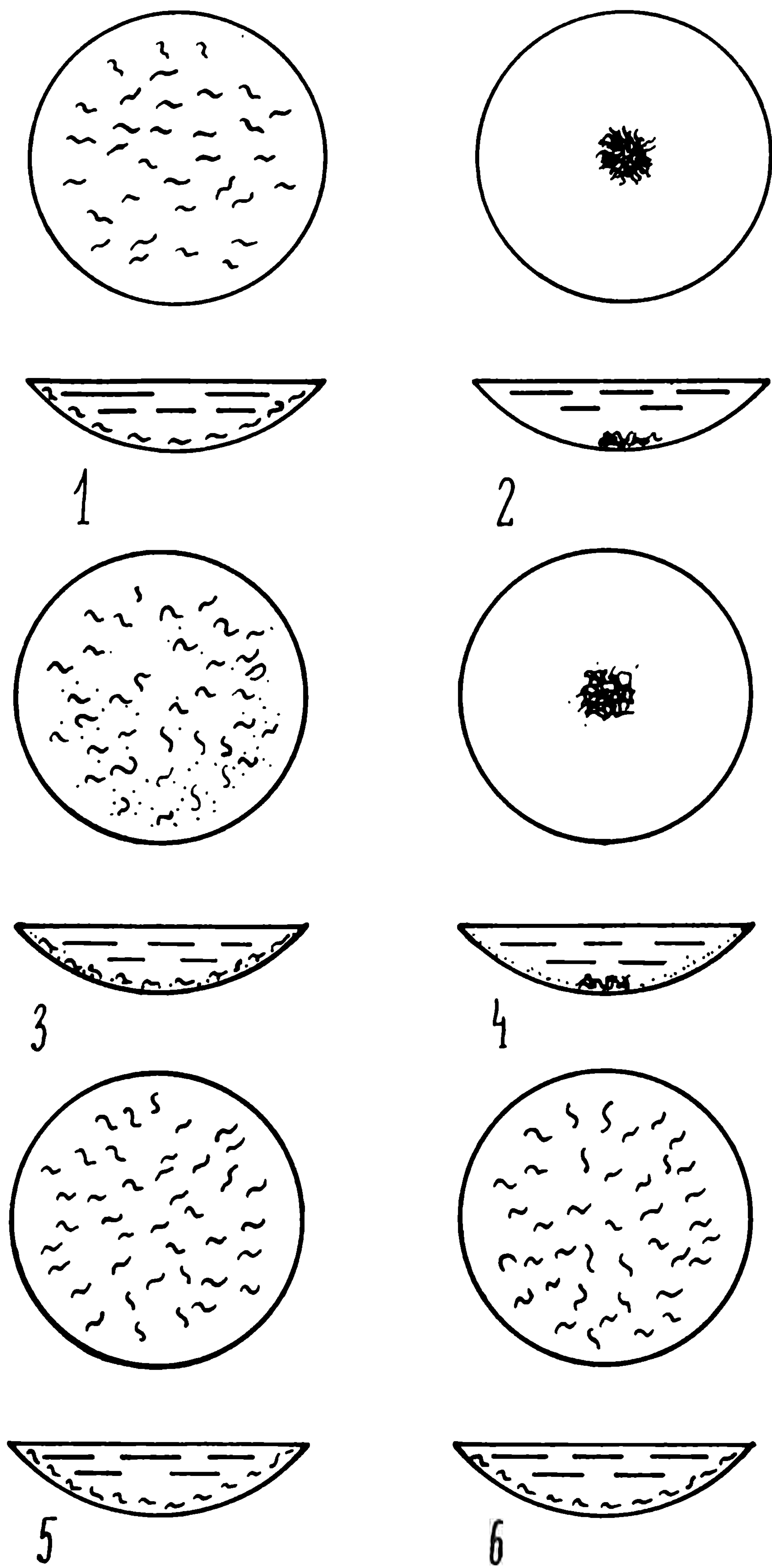


Рис. 10. Опускание активно подвижных нематод в часовом стекле под действием силы тяжести.

1 — распределение нематод в часовом стекле сразу после взбалтывания, *2* — через 12 ч; *3* — распределение нематод и глинистых частиц сразу после взбалтывания, *4* — через 12 ч, *5* — распределение фиксированных нематод сразу после взбалтывания, *6* — через 12 ч

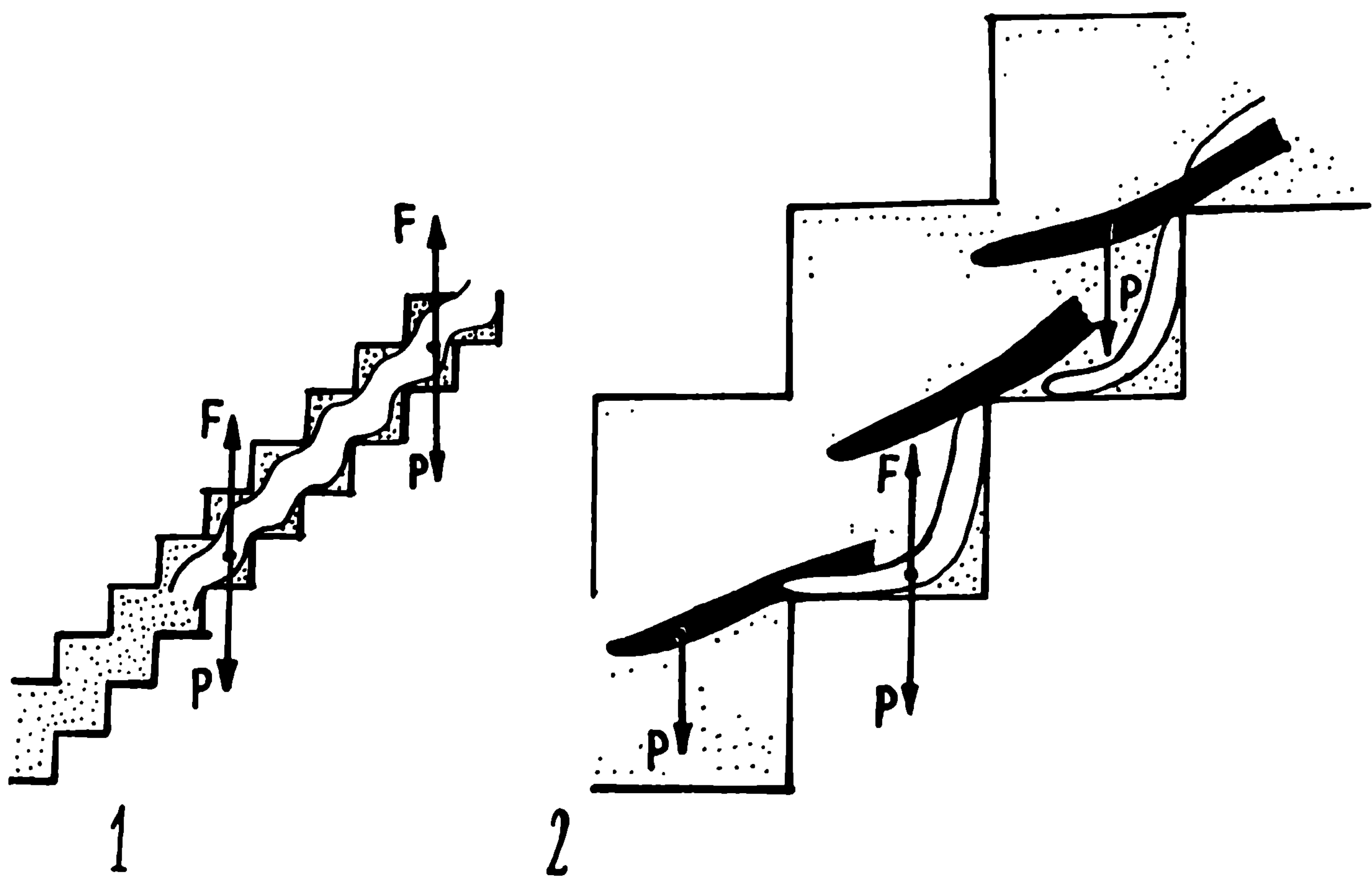


Рис. 11. Общая схема действия сил тяжести и сил опоры со стороны субстрата.

1 в узкопористой среде, *2* в среде с большим диаметром пор.

значительного количества выпадающих осадков. Этот фактор имел место и в ходе опыта по пересадке растений из почвы в очаге заражения мятлика нематодами *P flakkensis* в песок во время увлажнения растений, производившегося каждые 3 дня. Как уже говорилось выше, при переувлажнении, в насыщенном водой песке происходит быстрое опускание всей почвенной части популяции *P. flakkensis* вниз. Это, вероятно, является причиной денематизации зараженного этими нематодами растения-хозяина *Poa pratensis* при пересадке его из почвы в песок.

Из рассмотрения моделей видно, что мертвые нематоды и более мелкие неподвижные частицы глины неспособны к «опусканию». Опускаются только живые, активные, находящиеся в непрерывном змеевидном движении нематоды. Само «опускание» происходит под действием силы тяжести в результате потери точек опоры. Наблюдаемый процесс «опускания», исходя из вышеизложенных данных, получает следующее объяснение. Живая нематода находится в непрерывном движении за счет змеевидных изгибаний тела. В результате ундуляции тело нематоды изменяет точки опоры: теряет одни и приобретает другие (рис. 11, *1*). При увеличении размера частиц субстрата, в котором движется нематода, естественно, одновременно происходит увеличение размеров пор между частицами. Начиная с определенного значения размера поры, тело нематоды перестает находить точки опоры из-за того, что густота потенциальных точек опоры в пространстве с увеличением размера пор падает. В то же время вследствие непрерывного змеевидного движения нематода продолжает терять точки опоры, но уже не приобретает их вновь в момент потери. Появляется некоторый промежуток времени, когда на участок тела нематоды, потерявший точку опоры, не действуют компенсирующие друг друга силы тяжести и опоры со стороны

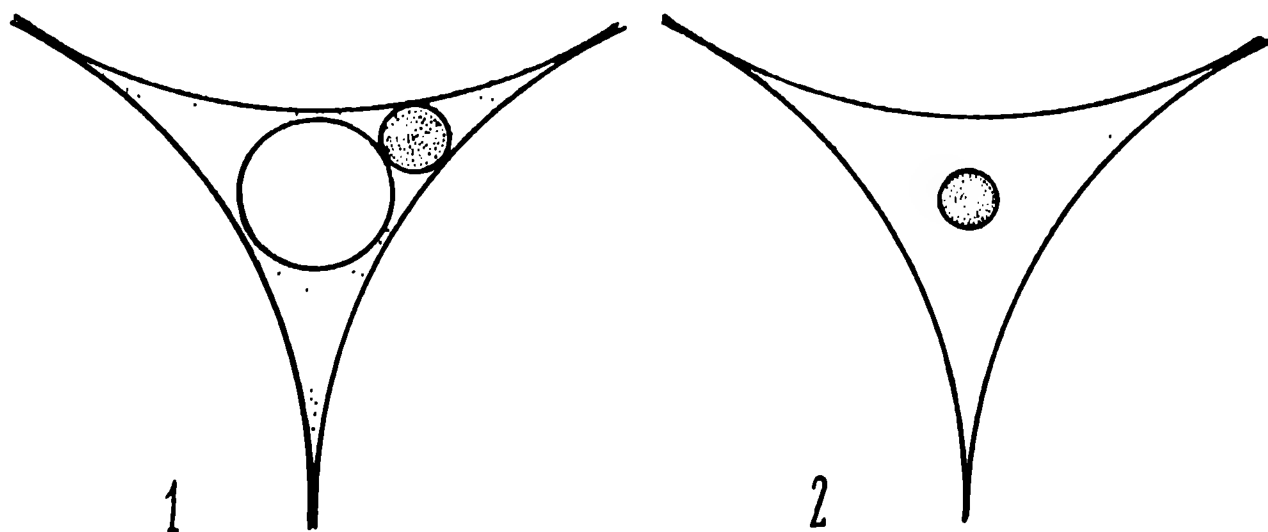


Рис. 12. Изменение состояния почвенных пор в норме (*1*) и при переувлажнении (*2*).

В первом случае посреди почвенной поры имеется пузырь воздуха.

субстрата, а лишь сила тяжести (рис. 11, *2*). За этот промежуток времени происходит опускание участка тела нематоды на некоторое расстояние, после чего он вновь обретает точку опоры. Однако, поскольку нематода продолжает змеевидное движение, весь описанный цикл повторяется. Так, ступенчато и постепенно происходит опускание подвижного извивающегося тела нематод (рис. 11). Неподвижные частицы глины не теряют точек опоры, а потому не опускаются вместе с нематодами. Поэтому, положив слой почвы на слой песка, мы через некоторое время обнаруживаем внизу лишь нематод в совершенно чистой, без примеси глины, воде. Но стоит нам встряхнуть *ЭК* или постучать по ее борту, или прилить сверху небольшое количество воды, как частицы глины приходят в движение и в огромном количестве оказываются внизу слоя песка в воде.

Рассматриваемый процесс имеет аналогию с ситуацией в горной местности. Частицы глины соответствуют камням, неподвижно лежащим на склонах. Достаточно бывает крика, чтобы привести их в движение и вызвать обвал. Нематоды соответствуют неопытным альпинистам. Опытный альпинист двигается медленно и равномерно, внимательно находя новые точки опоры при перемещении. Неопытный альпинист, резко и нерасчетливо двигаясь, теряет одни точки опоры, но не приобретает новых и падает.

Вероятно, изложенное объяснение процесса «опускания» справедливо как для самого процесса, так и для рассмотренных выше моделей. При переувлажнении из почвы изгоняются пузырьки воздуха. В результате размер щелей, в которых находятся пратиленхи, возрастает (рис. 12) Еще более крупный размер щелей имеется в переувлажненном песке. По мере возрастания размера щелей число потенциальных точек опоры для тела нематоды уменьшается и неизбежно происходит явление «опускания».

Так как растения-хозяева нематод-пратиленхов неподвижны, а пратиленхи мигрируют из корней в почву и в обратном направлении, то для сохранения инвазии большое значение имеет стабилизация положения паразита во внешней среде, удерживание его в участке пространства вблизи корней растения-хозяина. Из вышеизложенного следует, что ряд характеристик субстрата влияет на возрастание величины удерживаемости (*У*) по сравнению с песком. Эти ха-

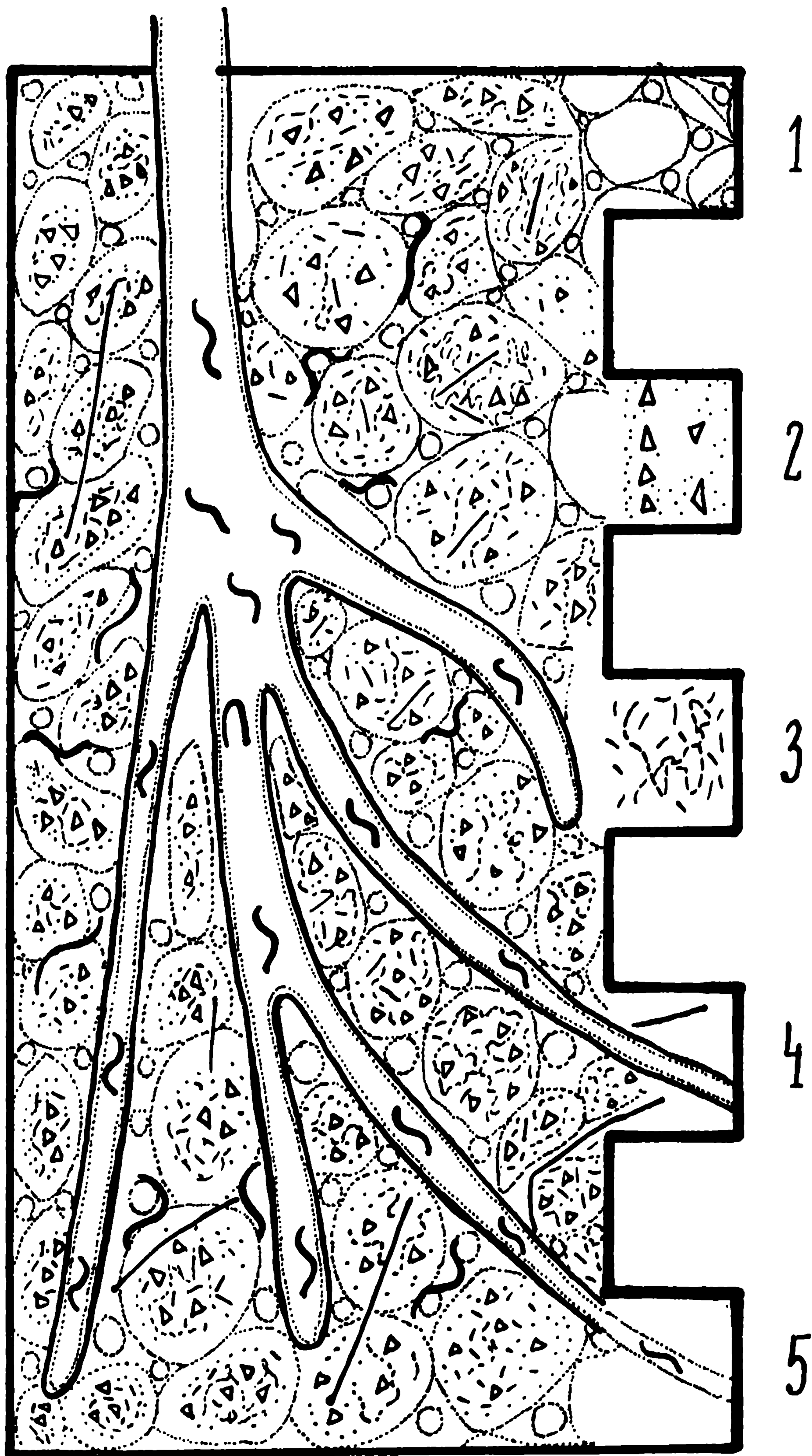


Рис. 13. Барьеры, стабилизирующие пратиленхов в пространстве.
1 — газо-жидкостная структура, *2* — механический состав почвы, *3* почвенная органика, *4* — поверхность корней и крупные включения в толще почвы, *5* — корни как среда обитания пратиленхид.

рактеристики можно рассматривать как барьеры стабилизации, т. е. факторы, способствующие удержанию инвазионного начала в системе «растение — субстрат». К их числу относятся газо-жидкостная структура субстрата, его механический состав, почвенная органика, поверхность корней и сами корни растения, как среда обитания нематод-пратиленхов.

При переувлажнении почвы ее газо-жидкостная структура нарушается, поры заполняются водой и происходит процесс «опускания», ведущий к освобождению почвы от нематод. Таким образом, газо-жидкостная структура представляет собой один из барьеров, стабилизирующих нематод в пространстве (рис. 13). Вследствие периодического переувлажнения в результате выпадения осадков этот барьер нарушается, однако и в условиях переувлажнения в среде обитания (почве) остаются стабилизирующие механизмы. К их числу относятся механический состав почвы и наличие почвенной органики. К числу таких механизмов можно отнести также поверхность корней, пронизывающих почву, и различные подобные им по форме включения в толще грунта. Наконец, последним, очень действенным барьером являются сами корни, внутри которых инвазия может сохраняться свыше 2 месяцев даже при наличии неблагоприятных почвенных условий.

Итак, на примере *P flakkensis* можно наблюдать действие, по крайней мере, 5 барьеров, стабилизирующих фитонематод в системе «растение — субстрат» (рис. 13). Безусловно, это лишь некоторые из большого числа факторов, стабилизирующих нематод растений в системе «паразит — хозяин».

ЛИТЕРАТУРА

Деккер Х. Нематоды растений и борьба с ними. М., Колос, 1972, 444 с.
Роде А. А. Водный режим почв и его регулирование. М., изд-во АН СССР, 1963, 119 с.

Wallace H. R. The biology of plant parasitic nematodes. London, Edward Arnold (Publishers) LTD, 1963, 280 p.

INFLUENCE OF SOME SOIL CHARACTERISTICS ON THE HOST-PARASITE SYSTEM CONSISTING OF PLANT PARASITIC NEMATODE AND PLANT «PRATYLENCHUS FLAKKENSIS — POA PRATENSIS»

A. Yu. Ryss

SUMMARY

It has been revealed that the transplantation of the plant *Poa pratensis* infected by *Pratylenchus flakkensis* from soil to sand resulted in considerable reduction of the nematode number in roots. The cause of this phenomenon has been revealed. It has been demonstrated, that a maintenance of the parasite infection is dependent on some characteristics of soil and plant which are considered as barriers of the nematode stabilization in the «plant-soil» system.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES

PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

НЕРВНАЯ СИСТЕМА DISCOCOTYLE SAGITTATA И AXINE BELONES (MONOGENEA, MAZOCRAEIDEA)

Т. А. Тимофеева

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Нервная система — одна из наименее изученных систем органов у моногеней. Строение ее обычно описывается по сериям срезов с последующей реконструкцией. В классических работах в основном содержатся сведения о наличии мозга в передней части тела и отходящих от него наиболее крупных нервах (Lang, 1880; Goto, 1894; Cerfontaine 1898; Andre, 1910 и др.). Сравнительно недавно появилось детальное описание нервной системы полистоматиды *Polystomoides malayi*, исследовавшейся на сериях срезов после импрегнации серебром (Rohde, 1968, 1975).

В последние годы широкое распространение получила гистохимическая методика изучения нервной системы, основанная на выявлении холинэстераз (*ХЭ*), топографически связанных с нервными структурами (Koelle, Friedenwald, 1949; Котикова, 1967). С ее помощью уже получены первые данные о строении нервной системы отдельных представителей класса Monogenea (Halton, Jennings, 1964; Halton, Morris, 1969; Venkatanarasaiah, Kulkarni, 1980; Venkatanarasaiah, 1981; Котикова, 1983; Слюсарев, 1983; Тимофеева, 1983).

Материалом настоящего исследования послужили представители отряда Mazocraeidea: *Discocotyle sagittata* (сем. Discocotylidae) и *Axine belones* (сем. Axinidae).

Discocotyle sagittata (Leuckart, 1842) был собран с жабр ряпушки *Coregonus albula* L. на Ладожском озере в июле 1984 г. *Axine belones Abildgaard*, 1794 является обычным паразитом жабр саргана *Belone belone* L. на Черном море. Материал по этому виду был собран и обработан в мае 1978 г. Были исследованы только взрослые экземпляры обоих видов с полностью сформированным прикрепительным аппаратом. Нервную систему изучали на тотальных препаратах с помощью гистохимического выявления *ХЭ* (Котикова, 1967). Продолжительность фиксации 4% формалином до реакции 1—2 ч. период инкубации варьировал от 12 до 24 ч. Экземпляры *A. belones* после реакции обрабатывали сульфидом аммония и заключали в глицерин — желатин. *D. sagittata* исследовали в непридавленном состоянии в каплях глицерина под бинокуляром, из части материала изготовляли глицерин-желатиновые препараты. Описание нервной системы проведено на основании изучения нескольких десятков экземпляров каждого вида.

Нервная система Discocotyle sagittata

Дугообразный мозг (*М*) расположен в передней суженной части тела *D. sagittata*, несколько ближе к спинной стороне. Вентролатеральные части мозга непосредственно переходят в мощные вентральные и латеральные стволы (*ВС, ЛС*) (рис. 1,*А, Б*; 2,*А*). Последние почти сразу же дают хорошо выраженную ветвь (*ПВЛС*) к переднему концу. Передние ветви латеральных стволов соединяются впереди, образуя фронтальное полукольцо (*ФП*). Вперед от мозга отходит пара крупных передних медиальных нервов (*ПМН*), также вступающих во фронтальное полукольцо с образованием небольших ганглиозных утолщений. Дорсальные стволы (*ДС*) имеют значительно меньшую толщину*, близкую таковой кольцевых комиссур и наиболее крупных волокон поверхностного плексуса. С мозгом дорсальные стволы непосредственно не связаны, а соединены тонкими корешками. Дорсальные стволы также связаны коннективами с проксимальной частью латеральных стволов. Передние ветви дорсальных стволов (*ПВДС*) вскоре вливаются в передние медиальные нервы (рис. 2,*Б*). От проксимальных участков задних вентральных стволов берут начало передние ветви вентральных нервов (*ПВВН*), соединенные между собой и с передними ветвями латеральных стволов поперечной вентральной комиссурой (*ПВК*) (рис. 1,*Б*; 2,*А*). От передних участков латеральных стволов вперед отходит тонкий краевой нерв (*КН*), имеющий ряд соединений с передней ветвью латеральных стволов. Эти нервы также соединяются впереди и проходят параллельно фронтальному полукольцу, но более поверхностно, и принимают активное участие в формировании поверхностного плексуса в этой части тела. От ганглиозных скоплений фронтального полукольца отходит пара мощных коротких терминальных нервов (*ТН*), которые подходят к поверхности тела и, по-видимому, связаны с какими-то органами чувств, расположенными в этой области.

Передняя вентральная комиссура и передний участок фронтального полукольца окружают широким кольцом область расположения ротового отверстия и буккальных присосок (рис. 2,*А*). Передние ветви латеральных стволов при этом делают заметный изгиб в сторону спинной поверхности тела, огибая буккальные присоски (рис. 2,*Б*). Тонкие нервные волокна, отходящие от передней вентральной комиссуры и соответствующих участков передних ветвей латеральных стволов и краевых нервов, участвуют в образовании густого поверхностного плексуса в стенках буккальных присосок и в области ротового отверстия.

Глотка (*Г*) располагается у *D. sagittata* впереди мозга и иннервируется парой глоточных нервов, отходящих, по-видимому, от передних ветвей вентральных нервов. Более подробно иннервацию

---

* Насколько можно говорить о толщине применительно к препаратам, обработанным на *ХЭ*. Однако и на гистологическим срезах всегда хорошо заметны вентральные и латеральные стволы, а дорсальные практически невозможно обнаружить без специальных окрасок, настолько их диаметр меньше первых.

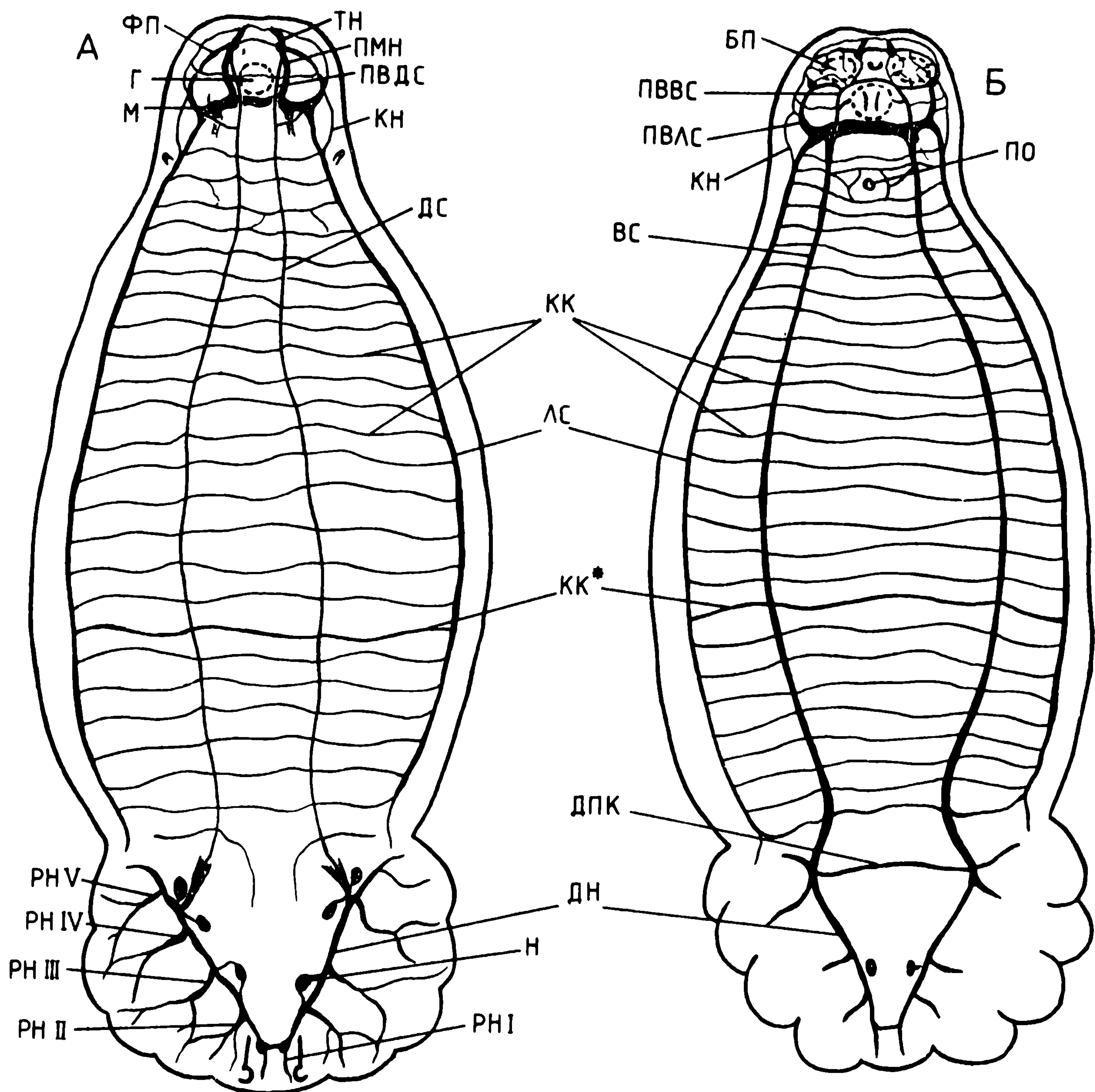


Рис. 1. Нервная система *Discocotyle sagittata.*

Общий вид со спинной (*А*) и брюшной (*Б*) сторон тела. *БП* — буккальная присоска, *ВС* — вентральный ствол, *Г* — глотка, *ДН* — дисковый нерв, *ДПК* — дисковая поперечная комиссура, *ДС* — дорсальный ствол, *КК* — кольцевая комиссура, *КН* — краевой нерв, *ЛС* — латеральный ствол, *М* — мозг, *Н* — нейрон, *ПВВС* — передняя ветвь вентрального ствола, *ПВДС* — передняя ветвь дорсального ствола, *ПВЛС* — передняя ветвь латерального ствола, *ПМН* — передний медиальный нерв, *ПО* — половое отверстие, *РН* — радиальный нерв, *ТН* — терминальный нерв, *ФП* — фронтальное полукольцо.

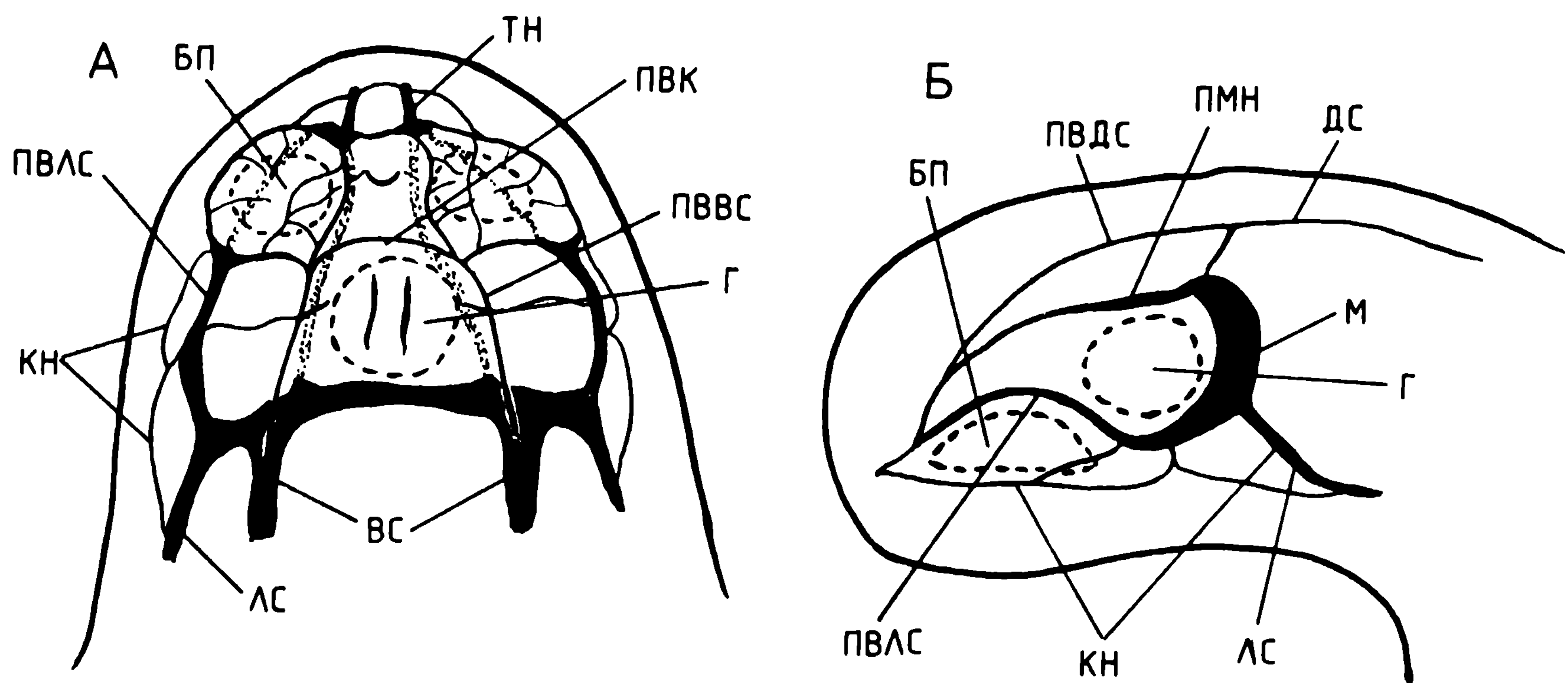


Рис. 2. Иннервация переднего конца тела *D. sagittata.*

Вид с брюшной стороны (*А*) и вид сбоку (*Б*). Обозначения те же, что на рис. 1

глотки рассмотреть не удалось. У некоторых экземпляров была отмечена пара нервов, проходящих вдоль вентральной стенки глотки.

Все три пары продольных стволов позади мозга связаны кольцевыми комиссурами (*КК*), число которых с возрастом червя увеличивается: у половозрелых *D. sagittata* их более 30. Наиболее заметными являются первая постцеребральная комиссура и комиссура в задней трети тела (*КК**). Половое отверстие (*ПО*) окружено нервным кольцом, формирующимся из вентральных участков кольцевых комиссур.

Прикрепительный диск *D. sagittata* не резко отграничен от тела. Непосредственно перед IV, последней парой клапанов* вентральные стволы несколько сближаются и соединяются друг с другом и с латеральными стволами поперечной комиссурой. Продолжение латеральных стволов в виде тонкой ветви иннервирует на некотором расстоянии вентро-латеральную поверхность тела вблизи IV пары клапанов (рис. 1,*Б*). Дорсальные стволы в этой области также имеют соединение с вентральными стволами. Приняв ветви от латеральных и дорсальных стволов, вентральные стволы несколько расходятся и, делая крутой изгиб в дорсальном направлении, вступают в прикрепительный диск. Собственно говоря, это уже не вентральные стволы, а дисковые нервы (*ДН*), отвечающие за иннервацию заднего прикрепительного аппарата моногеней (рис. 1,*А, Б*). Продолжаясь в прикрепительном диске, дисковые нервы дают радиальные нервы (*РН*) к клапанам и срединным крючьям *D. sagittata*. Всего имеется 5 пар радиальных нервов. В области отхождения IV и V пар радиальных нервов, иннервирующих III и IV пары клапанов, дисковые нервы соединены поперечной комиссурой, хорошо заметной только с вентральной стороны диска. Еще одна комиссура имеется в месте отхождения I пары радиальных нервов, идущих параллельно срединным крючьям. Таким образом, четыре пары радиальных нервов (II—V) иннервируют прикрепительные клапаны *D. sagittata*. Под основанием клапанов они делятся на две ветви. Часть волокон принимает участие в формировании плексуса, оплетающего каждую створку клапана снаружи и изнутри, а отдельные волокна проходят по дорсальной поверхности диска между клапанами.

Несколько пар нейронов, дающих *ХЭ*-положительную реакцию, отмечены в непосредственной близости от дисковых нервов (рис. 1,*А*). Значительное число нейронов локализуется вблизи вентро-латеральных участков мозга и начальной части вентральных стволов. На некоторых препаратах в области глотки были заметны 4 округлых *ХЭ*-положительных тельца, возможно, также являющихся нейронами.

Нервная система *Axine belones*

Иннервация переднего конца тела *A. belones* в общих чертах сходна с таковой *D. sagittata* (рис. 3, *А, Б*). Необходимо только

* Закладка клапанов начинается с заднего конца тела червя, в связи с чем последняя по времени закладки пара занимает самое переднее положение на диске.

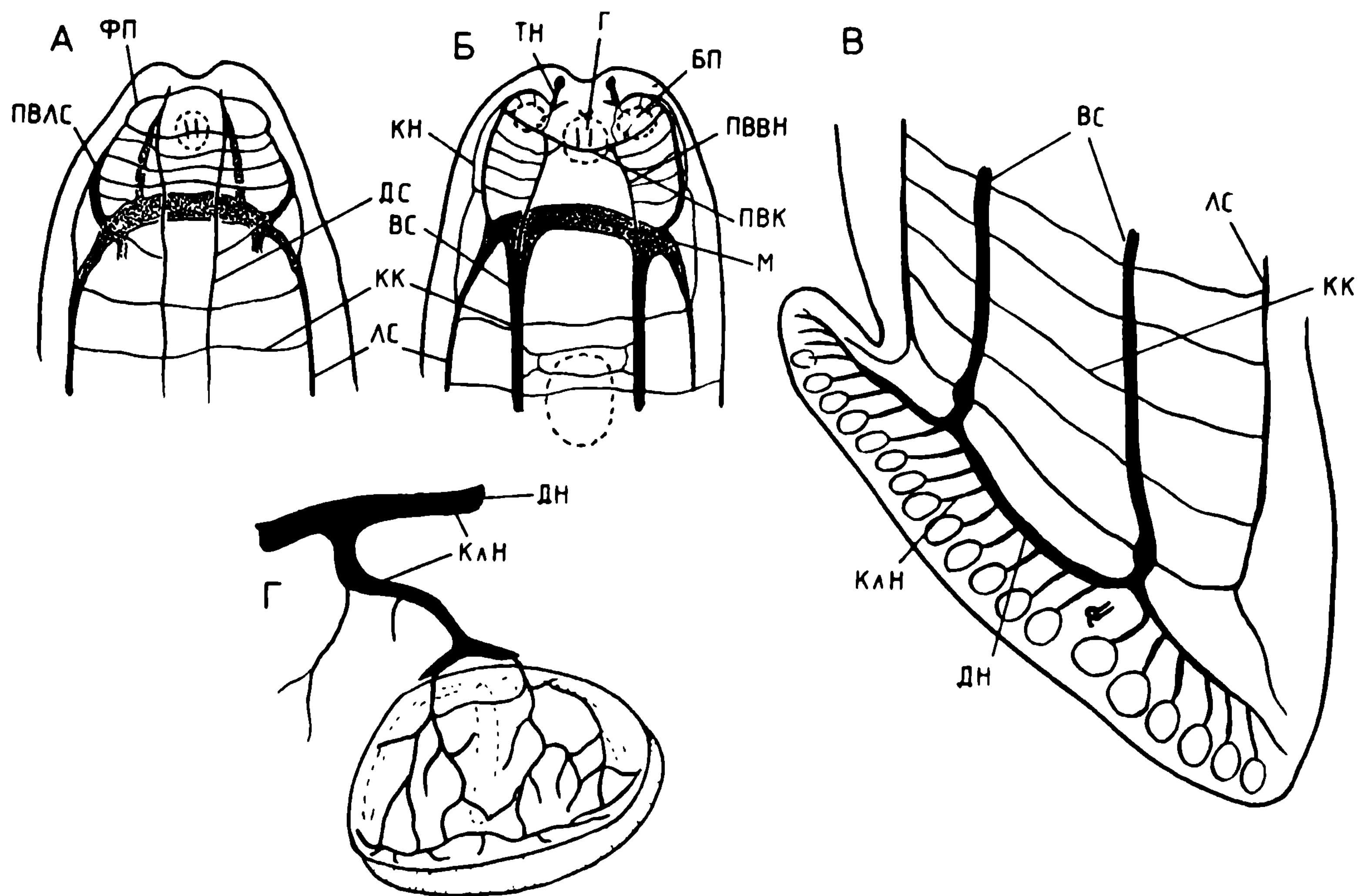


Рис. 3. Нервная система *Axine belones*.

А — передний конец со спинной стороны; *Б* — передний конец с брюшной стороны; *В* — задний конец тела с брюшной стороны, *Г* — иннервация прикрепительного клапана. Обозначения те же, что на рис. 1. *КлН* — клапанный нерв

отметить наличие впереди мозга хорошо выраженных поперечных комиссур (4—5), связывающих передние ветви латеральных стволов с передними ветвями вентральных и дорсальных стволов. Самая передняя комиссура (*ПВК*) соединяет только вентральные и латеральные нервы. Вместе с фронтальным полукольцом она окружает область расположения буккальных присосок, глотки и ротового отверстия. От передней части фронтального полукольца отходит пара коротких терминальных нервов (*ТН*) с округлыми *ХЭ*-положительными образованиями на концах. Краевые нервы заметны только в боковых участках головного конца.

Глотка *A. belones* небольших размеров и занимает еще более переднее положение, чем глотка *D. sagittata*. Она располагается впереди от поперечной вентральной комиссуры почти на одном уровне с буккальными присосками. Две пары продольных нервов заметны с брюшной и спинной сторон глотки.

Несмотря на весьма широкое и сплющенное в дорсо-вентральном направлении тело (за исключением самого переднего суженного конца), кольцевые комиссуры сохраняют у *A. belones* свое правильное расположение. От мозга до заднего конца тела у половозрелых *A. belones* имеется около 20 кольцевых комиссур. Иннервация крупного полового атриума осуществляется от вентральной части второй постцеребральной комиссуры и вентральных стволов (рис. 3, *Б*).

A. belones принадлежит к числу многоклапанных моногеней, причем все клапаны располагаются в одну прямую линию, составляющую острый угол с продольной осью тела червя. В связи с этим большой интерес представляет иннервация асимметричного прикрепи-

тельного аппарата *A. belones* (рис. 3,*B*). По направлению к заднему концу тела кольцевые комиссуры, связывающие продольные стволы, постепенно приобретают все более косое положение, располагаясь параллельно ряду прикрепительных клапанов. Продольные стволы одной из сторон тела *A. belones* таким образом имеют большую длину, чем парные им нервы. Вдоль всего ряда клапанов проходит хорошо выраженный дисковый нерв (*ДН*), от которого отходят нервы к каждому клапану. Дисковый нерв соединяется с вентральными стволами, которые перед этим принимают ветви от латеральных стволов и немного утолщаются. Дорсальные стволы в задней части тела *A. belones* проследить не удалось. Вблизи места соединения одного из вентральных стволов с дисковым нервом лежит пара срединных крючьев, положение которых еще раз подчеркивает асимметрию прикрепительного аппарата *A. belones*: смещение центра диска к одному краю тела и соответственно неравное число клапанов справа и слева от срединных крючьев.

К каждому клапану подходит довольно мощный клапанный нерв (*КлН*), слегка утолщенный в месте отхождения от дискового нерва и отдающий тонкую веточку к соседнему клапану. Он делится на две короткие ветви, идущие вдоль основания створок клапана (рис. 3,*Г*). От последних отходят тонкие нервные волокна, дающие начало нервному плексусу, оплетающему наружную и внутреннюю поверхности створок клапана. Волокна наружного плексуса каждой створки, берущие начало от разных ветвей клапанного нерва, образуют анастомозы в основании створок. Тонкие веточки наружного плексуса связаны также с плексусом внутренней поверхности посредством тонкого нерва, проходящего по самому краю створки.

Обсуждение

Основные различия в строении нервной системы моногеней, относящихся к разным систематическим группам, выявляются, прежде всего, в характере иннервации переднего и заднего концов тела, отвечающих за прикрепление паразитов к телу хозяина. Следует подчеркнуть, что Б. Е. Быховский (1957) при оценке путей эволюции придавал особое значение способу прикрепления моногеней к своим хозяевам, считая его ведущим приспособлением, определяющим процессы эволюции группы.

У высших моногеней отряда Mazocraeidea, к которым принадлежат и исследованные в данной работе виды, ротовое отверстие располагается субтерминально, а в стенках ротовой полости развивается пара особых буккальных присосок, берущих на себя функцию прикрепления при питании паразитов. Глотка располагается почти сразу же за буккальными присосками и лежит иногда на значительном расстоянии впереди от мозга. У низших моногеней она всегда находится позади мозга (Goto, 1894; Cerfontaine, 1898; Тимофеева, 1983 и др.). У полистоматид мозг располагается непосредственно над крупной глоткой (Andre, 1910; Rohde, 1968, 1975). У *Diclybothrium armatum*, относящегося к другому отряду высших

моногеней, глотка также находится позади мозга, но у этого вида отсутствуют и буккальные присоски, а прикрепление переднего конца осуществляется с помощью хорошо развитых передних вентро-латеральных ботрий (Слюсарев, 1983). Во всех этих случаях глотка иннервируется нервами, отходящими от проксимальной части вентральных стволов (Тимофеева, 1983; Слюсарев, 1983), или непосредственно от вентральных частей мозговых ганглиев (Rohde, 1975). У всех представителей отряда Mazocraeidea имеются хорошо развитые передние ветви вентральных стволов, также начинающиеся от проксимальной части вентральных стволов или непосредственно от самого мозга (Venkatanarasaih, Kulkarni, 1980; Котикова, 1983; наши данные), и именно с ними связана иннервация глотки. Таким образом, несмотря на свое положение по отношению к мозгу глотка всегда иннервируется от вентральных стволов или их передних ветвей.

Передние ветви вентральных стволов связаны между собой и с передними ветвями латеральных стволов передней вентральной комиссурой, которая вместе с передней частью фронтального полукольца окружает кольцом область расположения буккальных присосок и ротового отверстия. Это «буккальное кольцо» можно выделить у всех исследованных Mazocraeidea (Venkatanarasaih, Kulkarni, 1980; Котикова, 1983; наши данные). У низших моногеней подобное кольцо (вернее, его задняя часть, так как фронтальное полукольцо имеется у всех моногеней, исследованных к настоящему времени) отсутствует. Сходную систему иннервации переднего конца можно наблюдать только у Polystomatidae, у которых также имеются передние вентральные нервы, вступающие вместе с другими передними нервами в терминальную комиссуру, окружающую спереди ротовую полость (Rohde, 1975).

Некоторые различия в иннервации переднего конца тела отдельных представителей Mazocraeidea, возможно, связаны со степенью развития буккальных присосок, глотки и их взаимным расположением. Так, у некоторых видов (*Axine belones*, *Bicotyle reticulata*, *Heteromicrocotyla carangis*) хорошо выражены передние поперечные комиссуры, связывающие передние ветви латеральных стволов с передними ветвями вентральных и дорсальных стволов. Краевой нерв также заметен не у всех видов. Иннервация переднего конца *Discocotyle sagittata* имеет большое сходство с нервной системой диплозоид, наиболее близких Discocotylidae и в систематическом отношении (Котикова, 1983).

Для всех изученных высших моногеней характерно наличие большого числа (несколько десятков) кольцевых комиссур, связывающих все три пары продольных стволов. Ранее мы отмечали, что у капсалид, имеющих плоское листовидное тело, с возрастом кольцевой характер поперечных комиссур нарушается, и по краям тела развивается мощный латеральный субмускулярный плексус (Тимофеева, 1983). У высших моногеней кольцевой характер поперечных комиссур, по-видимому, сохраняется и у форм с уплощенным телом, к которым принадлежат *A. belones* и *D. sagittata*.

Наибольшие различия наблюдаются в иннервации заднего конца тела моногеней. Прикрепительный диск иннервируется мощными дисковыми нервами, являющимися непосредственным продолжением вентральных стволов, но принимающими также ветви латеральных и дорсальных стволов. Дисковые нервы часто образуют различной формы ганглиозные утолщения. Различного рода прикрепительные образования диска (краевые и срединные крючья, присоски и клапаны) иннервируются радиальными нервами, отходящими от дисковых. Дисковые нервы связаны между собой несколькими поперечными комиссурами. Такова самая общая схема иннервации прикрепительного диска моногеней. К сожалению, сейчас еще трудно говорить о гомологии отдельных нервных элементов прикрепительного диска у моногеней, относящихся к разным систематическим группам. Практически отсутствуют данные о развитии нервной системы в онтогенезе представителей тех групп, у которых происходит замена крюкового вооружения личиночного диска принципиально иными прикрепительными образованиями взрослых форм. Большое разнообразие в числе и расположении клапанов у Mazocraeidea также находит свое отражение в их иннервации (сравнить *A. belones* и *D. sagittata*). Пока можно только отметить, что нервная система онкомирацидиев *Nitzschia sturionis* и *Pricea multae* имеет большое сходство, в том числе и в характере иннервации личиночного диска, хотя оба эти вида принадлежат к разным подклассам Monogenea (Venkatanarasaiah, 1981; Тимофеева, 1983).

В связи с вышесказанным возникает необходимость дальнейшего изучения нервной системы (желательно на всех стадиях онтогенеза) представителей наиболее интересных в систематическом отношении групп моногеней. Эти данные, несомненно, будут полезны при решении вопросов филогении и эволюции моногеней.

ЛИТЕРАТУРА

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М. — Л. изд-во АН СССР, 1957, 509 с.

Котикова Е. А. Гистохимический метод изучения морфологии нервной системы у плоских червей. — Паразитология, 1967, т. 1, вып. 1, с. 79—81.

Котикова Е. А. Особенности строения нервной системы диплозоонид (Monogenea, Diplozoonidae). — В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., 1983, с. 12—17. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 121).

Слюсарев Г С. Строение нервной системы Diclybothrium armatum Leuckart (Monogenea, Diclybothriidae). — В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., 1983, с. 18—21. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 121).

Тимофеева Т А. Нервная система Nitzschia sturionis (Abildgard) (Monogenea, Capsalidae). — В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., 1983, с. 5—11. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 121).

André J. Zur Morphologie des Nervensystems von Polystomum integerrimum Froel. — Z. wiss. Zool., 1910, Bd. 95, S. 191—203.

Cerfontaine P. Le genre Merizocotyle. — Arch. Biol., 1898, t. 15, p. 329—366.

Goto S. Studies on the Ectoparasitic Trematodes of Japan. — J. Coll.Sci. Tokyo, 1894, vol. 8, p. 1—273.

Halton D. W., Jennings J. B. Demonstration of the nervous system in the monogenetic trematode Diplozoon paradoxum Nordmann by the indoxyl acetate method for esterases. — Nature, 1964, vol. 202, N 4931, p. 510—511.
Halton D. W., Morris G. P. Occurence of cholinesterase and ciliated sensory structures in fish gill-fluke, Diclidophora merlangi (Trematoda: Monogenea). — Z. Parasitenk., 1969, Bd. 33, S. 21—30.
Koelle B., Friedenwald I. S. A histochemical method for localising cholinesterase activity. — Proc. Soc. Biol. Med., 1949, vol. 70, p. 617—622.
Lang A. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminten. II. Über das Nervensystem der Trematoden.— Mitt. zool. Stat. Neapel, 1880, Bd. 2, H. 1, S. 28—52.
Rohde K. Das Nervensystem der Gattung Polystomoides Ward, 1917 (Monogenea). — Z. Morph. Tiere, 1968, Bd. 62, H. 1, S. 58—76.
Rohde K. Fine structure of the Monogenea, especially Polystomoides Ward. — Advances in Parasitology, 1975, vol. 13, p. 1—33.
Venkatanarasaiah. J. Detection of cholinesterase in the nervous system of the oncomiracidium of a monogenean, Pricea multae Chauchan, 1945. — Parasitology, 1981, vol. 82, N 2, p. 241—244.
Venkatanarasaiah J., Kulkarni T Studies on the occurrence of cholinesterase and nervous system of monogenetic trematodes (Polyopisthocotylea). — Proc. Ind. Acad. Parasitol., 1980, vol. 1, N 1, p. 1—7.

NERVOUS SYSTEM OF DISCOCOTYLE SAGITTATA AND AXINE BELONES (MONOGENEA, MAZOCRAEIDEA)

T. A. Timofeeva

SUMMARY

Nervous system of *Discocotyle sagittata* and *Axine belones* has been studied using the cholinesterase method. This system is of the ortogon type with 3 pairs of longitudinal trunks connected by numerous ring commissures. Innervation of the proximal end is of great interest. In the order Mazocraeidea a structure of a «buccal ring» has been revealed which consists of the proximal part of the frontal semiring and the first ventral commissure. The last connects the frontal branches of the ventral trunks with the frontal semiring. This «buccal ring» surrounds the region of the buccal suckers and the mouth of the mazocraeids. The haptor is innervated by powerful haptor nerves, which are to be characterized as the continuations of ventral trunks, but also receive the branches of lateral and dorsal trunks. The clamps and anchors are innervated by radial nerves arised from the haptor nerves.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES

PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

О РЕСНИЧНОМ ПОКРОВЕ И СЕНСИЛЛАХ ПЛАВАЮЩЕЙ ЛИЧИНКИ DACTYLOGYRUS VASTATOR NYBELIN, 1924 (MONOGENEA)

В. Л. Владимиров, А. В. Гусев

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Строение личинок моногеней, которых теперь стали не совсем удачно называть онкомирацидиями, изучено все еще недостаточно, особенно в сравнении с морфологией половозрелых особей. Между тем оно, особенно число и расположение осаждающих серебро ресничных клеток и сенсилл, интересно не только само по себе, так как может быть использовано не только для морфологической характеристики вида в целом, но и для суждения о филогенетических связях групп (Euzet, Lambert, 1971, 1974; Хотеновский, 1975; Lambert, 1976, 1980 и др.).

Dactylogyrus vastator Nybelin, 1924 поражает сазана, карпа, их гибридов и карася. Он широко распространен в СССР и Западной Европе и все еще в ряде случаев наносит существенный экономический ущерб, вызывая тяжелые эпизоотии при выращивании сеголетков карпа. Морфология взрослых форм этого вида, их биология, эпизоотология и патогенез дактилогироза изучены к настоящему времени достаточно хорошо, однако до сих пор известно лишь схематическое строение личинок этих червей (Быховский, 1957; Kollman, 1970).

Ниже приводятся данные о числе и расположении ресничных клеток, сенсилл, отверстий выделительных каналов и протоков желез у личинок *D. vastator*, сведений о которых для этого вида не было.

Материал и методика

Личинки *D. vastator* были получены в 1962—1963 гг. из яиц, отложенных червями с карпов из рыбопитомника «Ропша» (Ленинградская обл.), и в 1971—1973 гг. от таковых же с карпа прудхоза Института биологии внутренних вод АН СССР (Ярославская обл.). И в том и в другом случае половозрелые формы были определены как относящиеся к виду *D. vastator*.

Изучение хетотаксии личинок проводил первый автор при X1200—1800 в поляризованном свете с помощью фазо-контрастного устройства, при импрегнации их 1% раствором азотнокислого серебра и последующим изготовлением из них глицерин-желатиновых пре-

паратов. Всего было исследовано свыше 500 личинок. Краевые крючья и общий вид личинки даны по живому материалу, полученному вторым автором (рис. 1)

Результаты исследования

Ресничные клетки (всего их 61), сенсиллы (их около 110), пара выделительных отверстий и отверстий протоков желез расположены строго симметрично. Ресничных клеток насчитывается 4 группы: одна лежит на переднем конце тела, две другие располагаются в его средней части по бокам и еще одна группа находится на заднем конце личинки. Клетки переднего конца подковообразно сгруппированы в 4 ряда с вершиной «подковы» на спинной стороне онкомирацидия, так что концы ее сближаются на брюшной стороне тела личинки. Формула расположения этой группы клеток — $4+7+8+$ $+8=27$ Две также четырехрядные группы клеток находятся по бокам в средней части тела, но большая их часть — на его брюшной стороне. Их формула — $2\times(1+3+3+3)=2\times10=20$. Последняя группа клеток — дисковая, их 14 (рис. 2,*А*—*Д*). Все эти клетки слущиваются после закрепления личинок на жабрах хозяина. Детально описывать расположение сенсилл у личинки *D. vastator* излишне, их местоположение и число наглядно представлено на рис. 2 и обычно стабильно.

Всего сенсилл, как отмечалось, 110 (или 55 пар), в том числе непосредственно на теменном поле *CB* (обозначения в основном по Ламберу (Lambert, 1976, 1980) $2\times23=46$, между головными ресничными клетками $2\times3=6$ (*SIC* на рис. 2,*А*—*В*, обозначение наше), на спинной стороне $2\times24=48$, на брюшной — $2\times5=10$. Таким образом, они сконцентрированы у личинок преимущественно на переднем конце и спинной стороне. У осевшей и сбросившей ресничные клетки постларвы их значительно меньше, так как полностью исчезают сенсиллы *SD* и две из группы *SDE* (Lambert, 1980).

На теменном поле исследованных личинок посеребрились также две группы (1 пара и 7 пар) выводных отверстий головных желез (на рис. 2,*Б,Г* они не зачернены). Отверстия выделительной системы, их два (*PE*), находятся на спинной стороне по бокам личинки между второй парой глаз и срединной группой ресничных клеток (на рис. 2,*А* они тоже не зачернены)

Обсуждение

Сравнение числа и расположения ресничных клеток и сенсилл у личинок *D. vastator* и у исследованных Ламбером *D. extensus* и *D. wunderi* при наличии большого сходства показывает также и некоторые различия. У первых двух видов в дисковой зоне на две ресничные клетки больше, чем у третьего, положение же их и форма во всех зонах практически одинаковы. Если не учитывать сенсилл теменного поля, не уточненных Ламбером, то у первых двух видов (для третьего Ламбер схему не привел) одинаково расположение и число

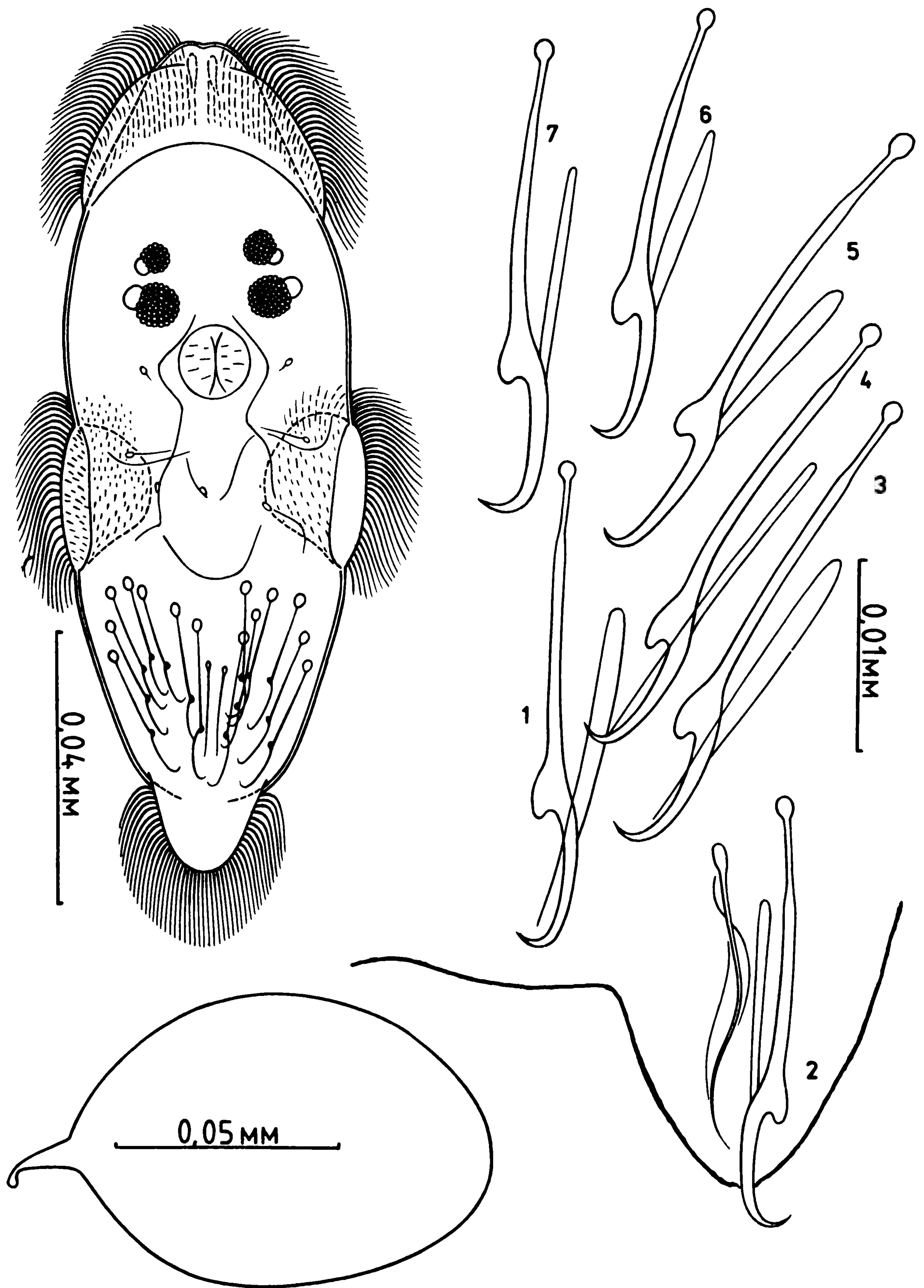


Рис. 1. Общий вид свободно плавающей личинки *Dactylogyrus vastator*, половина ее крючьев с игловидной структурой и яйцо.

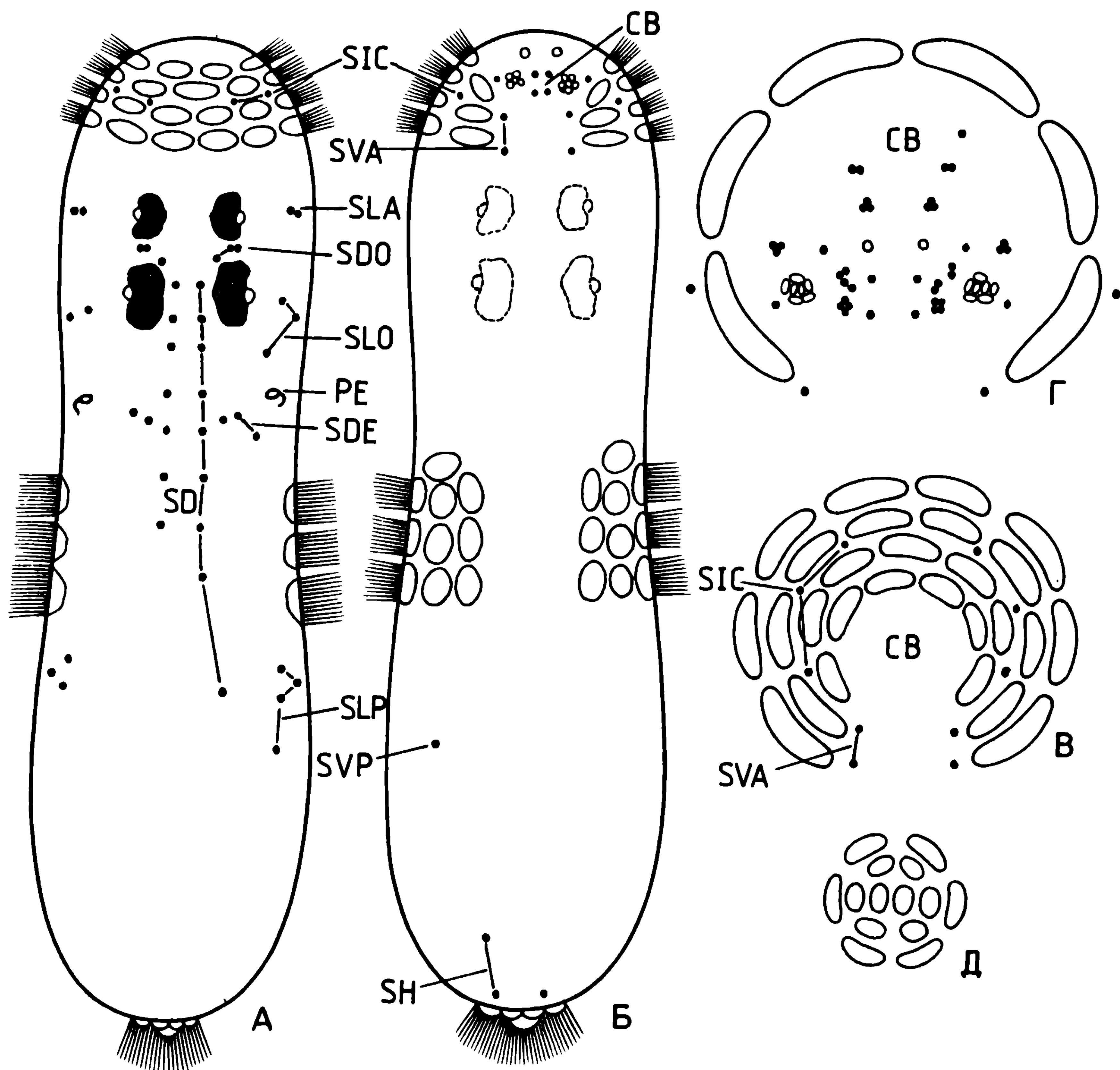


Рис. 2. Посеребренная личинка *Dactylogyrus vastator*.

А — со спинной стороны; *Б* — с брюшной стороны; *В* — схема расположения ресничных клеток головного конца тела и межклеточных сенсилл (SIC); *Г* — схема расположения переднего ряда ресничных клеток, сенсилл и пор желез на теменном поле (*CB*); *Д* — расположение ресничных клеток заднего конца тела.

сенсилл *SLA*, *SDO*, *SVA*, *SH*. Но у *P. vastator* сенсиллы *SD* несколько сдвинуты назад по сравнению с *D. extensus*, в группах *SLO* и *SLP* на одну пару больше, а в группах *SDE* и *SVP* — на одну меньше. Кроме того, у *D. extensus* нет сенсилл *SIC*. У *D. wunderi*, в отличие от двух других видов, на одну пару сенсилл меньше в группе *SD*. Таким образом, так же, как это установлено для разных видов диплозоонов (Хотеновский, 1975 и др.), число и расположение ресничных клеток и сенсилл могут в большинстве случаев служить одними из признаков видов и у дактилогирид. Так ли это и у близко родственных видов (например, *D. nanus* и *D. suecicus*, *D. vastator* и др.) пока неясно. Следует, однако, учитывать, что отмеченные и другие расхождения, встречающиеся у разных видов и даже у разных экземпляров одного вида, могут быть иногда обусловлены разнокачественностью серебрения личинок, отчего не все клетки и сенсиллы выявляются с одинаковой уверенностью, особенно на

насыщенном последними и протоками желез теменном поле. Кроме того, некоторые ресничные клетки могут отпадать при фиксации, что нередко наблюдалось нами, если брались личинки,вяло плавающие. В отдельных случаях в какой-либо из пар сенсилл одна может быть смещена, недоразвита или вовсе отсутствовать, что нарушает их обычную симметрию.

ЛИТЕРАТУРА

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Л. изд-во АН СССР, 1957, 509 с.

Хотеновский И. А. О строении яиц и личинок некоторых видов моногеней рода Diplozoon. — Паразитология, 1975, т. 9, вып. 1, с. 17—27.

Euzet L., Lambert A. Complements a'l'etude de la larve de Diplozoon paradoxum Von Nordmann, 1832 (Monogenea). — Ann. Parasit. Hum. Comp., 1971, t. 46, N 6, p. 676—686.

Euzet L., Lambert A. Chetotaxie comparee des larves de Diplozoon paradoxum von Nordmann, 1832 et Diplozoon gracile Reichenbach-Klinke, 1961 (Monogenea). — Bull. Soc. Zool. France, 1974, t. 99, N 2, p. 307—314.

Kollman A. Dactylogyrus vastator Nybelin, 1924 (Trematoda, Monogenea) als Krankheitserreger auf den Kiemen des Karpfens (Cyprinus carpio L.). — Z. Fischerei NF, 1970, Bd. 18, H. 3/4, S. 259—288.

Lambert A. Mise an evidence et importance de la chetotaxie larvaire chez les Monogenes Monopìsthocotylea. — C. R. Acad. Sc. Paris, 1976, t. 282, ser. D., p. 1109—1112.

Lambert A. Oncomiracidiums et philogenese des Monogenea (Plathelminthes). Deuxieme partie: structures argyrophiles des oncomiracidiums et philogenese des Monogenea. — Ann. Parasitol. (Paris), 1980, t. 55, N 3, p. 281—325.

ON THE CILIA TEGUMENT AND SENSILLS OF THE ONCOMYRACIDIUM OF DACTYLOGYRUS VASTATOR NYBELIN, 1924 (MONOGENEA)

V. L. Vladimirov, A. V. Gusev

SUMMARY

Quantity and localisation of the cilia cells and sensills of *Dactylogyrus vastator* have been studied. Both ray be uses as constant feature of the species.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

РЕСНИЧНЫЕ КЛЕТКИ И ХЕТОТАКСИЯ ЛИЧИНОК NITZSCHIA STURIONIS (ABILDGAARD, 1794) (MONOGENEA, CAPSALIDAE)

А. В. Гусев, Т. А. Тимофеева

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В последние годы большое внимание уделяется изучению расположения покровных ресничных клеток и чувствительных сенсилл у личинок моногеней (Euzet, Lambert, 1971; Lambert, 1976, 1980 и др.; Хотеновский, 1975 и др.). Показана важность этих признаков для понимания филогенетических отношений в классе Monogenea (Lambert, 1976, 1980).

Мы изучили расположение ресничных клеток и хетотаксию личинки *Nitzschia sturionis* (Abildgaard, 1974), паразитирующей во взрослом состоянии в ротовой и жаберной полостях осетровых рыб. Материал был собран в мае 1981 г. на базе Дагестанского отделения КаспНИИРХ, Турали-2, расположенной на берегу Каспийского моря к югу от Махачкалы* Взрослые моногенеи были обнаружены в ротовой и жаберной полостях белуги *Huso huso* (Linne), русского осетра *Acipenser güldenstädti* Brandt и севрюги *A. stellatus* Pallas. Наибольшая экстенсивность и интенсивность заражения нитцшией была отмечена у белуги. Так, в ротовой полости одной самки нашли 16 половозрелых червей. Взрослых особей *N. sturionis* отсаживали в солонки с чистой морской водой. За ночь некоторые из них откладывали до 30—70 яиц тетраэдрной формы. Размеры яиц составляют 0,164—0,257 мм. В центре яйцо содержит округлую полость, в которой и находится сформированная личинка. Все 4 угла яйца мягко закруглены, от одного из нижних углов отходит короткая ножка длиной 0,065—0,104 мм, на конце которой находится округлая пластинка. Верхний угол тетраэдра несет крышечку (рис. 2,*В*). Развитие яиц протекало нормально как в морской (соленость каспийской воды не превышает 12‰), так и в пресной воде. Через 8—10 дней при t 20—22° С из яиц вылуплялись крупные, активно плавающие онкомирацидии длиной 0,42—0,57 и шириной 0,12—0,19 мм. Измеряли личинок, заключенных после серебрения в глицерин-желатин. Серебрение личинок проводили по обычной методике.

* Авторы выражают глубокую благодарность дирекции института и базы за предоставленные условия работы, а также А. Д. Алигаджиеву и Г С. Слюсареву за помощь в работе.

Результаты

Ресничные клетки Эпидермальные ресничные клетки располагаются на теле личинки четырьмя отдельными зонами: передней головной, двумя боковыми туловищными и задней дисковой. Всего у *N. sturionis* имеется 64 (66?) ресничные клетки, которые размещаются симметрично относительно продольной оси тела и близко прилегают друг к другу.

В головной зоне (рис. 1,*А,Б*) насчитывается 27 (или 28? — см. ниже) ресничных клеток* В центре головной зоны со спинной стороны находится непарная срединная клетка (0), которую окружают 2 спинные (1—2) и 4 спинно-боковые клетки (3—6). По бокам головного отдела лежат 4 боковые клетки (7—10), а на брюшной стороне — 3 крупные брюшные клетки (11—13). Последние не смыкаются с парными клетками другой стороны тела, а отделены от них узким коридором, расширяющимся кпереди и переходящим в дугообразную область (*СВ*), на поверхности которой открываются протоки головных желез и расположены сенсиллы. У нижней границы некоторых клеток головной зоны (4, 8, 11) имеются округлые образования непонятной природы, являющиеся, по-видимому, также протоками железистых клеток. Между задними брюшными клетками головной зоны (13) у переднего края глотки и слабо заметного ротового отверстия имеется пара мелких варьирующих по форме и размерам клеток с очень неровными краями (рис. 1,*А*; 2,*Б*), импрегнируемых серебром как обычные ресничные клетки.

Каждая боковая туловищная зона насчитывает по 10 клеток: 3 спинные (1—3), 3 боковые (4—6) и 4 брюшные (7—10). Обе туловищные зоны ресничных клеток как бы охватывают среднюю часть тела личинки наподобии муфты, прерываясь лишь по средней линии со спинной и брюшной сторон.

Задняя дисковая зона состоит из 17 клеток. Со спинной стороны они покрывают заднюю половину диска в виде шапочки, заходя на его брюшную сторону узкой дугообразной лентой. Дорсально в центре этой зоны лежит непарная клетка (0), которую окружают с каждой стороны по три ряда клеток. Первый ряд состоит из 3 горизонтально лежащих клеток (1—3), средний — из 3 клеток, расположенных под углом 45° (4—6), а 2 клетки (7—8) расположены в продольном направлении.

Хетотаксия Для удобства сравнения с другими изученными видами капсалид при описании личинки *N. sturionis* в основном использованы обозначения групп сенсилл, предложенные Ламбером (Lambert, 1978). Почти все сенсиллы располагаются на теле личинки симметрично, поэтому их число приводится лишь для одной стороны тела. Наличие непарных сенсилл будет оговорено особо.

На спинной стороне тела онкомирацидия (рис. 1,*Б*) медиально позади глаз тянется цепочка из 7 спинных сенсилл (*SD*), из которых первая находится между задней парой глаз, а последняя —

* Парные клетки описываются лишь с одной стороны тела. В скобках приводятся номера клеток, непарные клетки обозначаются как 0.

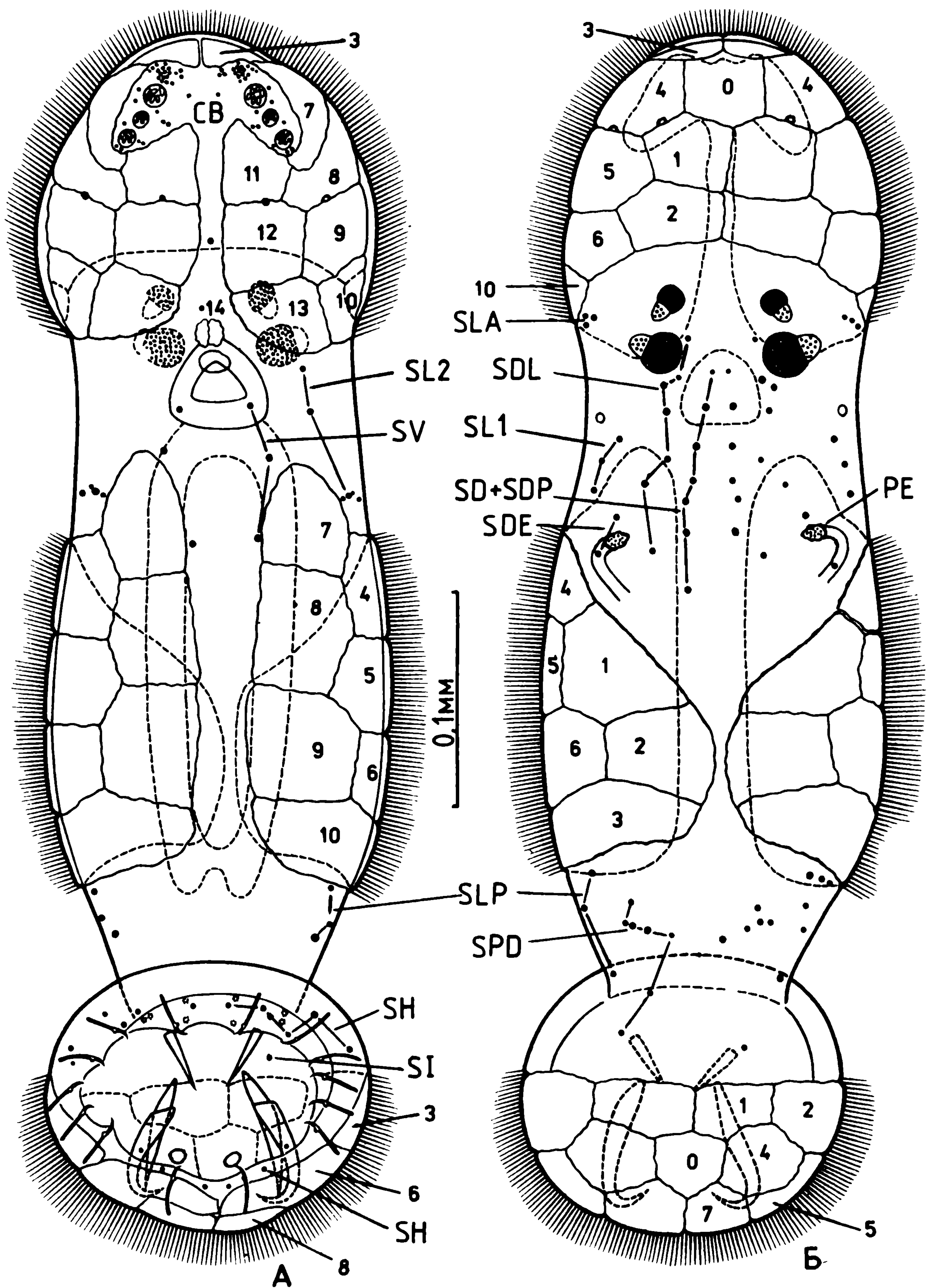


Рис. 1. Общий вид личинок *Nitzschia sturionis* с ресничным покровом и сенсиллами. *А* – вид с брюшной стороны, *Б* – вид со спинной стороны. Буквенные обозначения групп сенсилл соответствуют таковым А. Ламбера (Lambert, 1978) для *Benedenia monticelli* с некоторыми дополнениями.

позади уровня экскреторных отверстий. 6 сенсилл этой группы имеют более крупные размеры, чем первая, и располагаются продольным рядом почти через равные промежутки. Параллельно медиальным сенсиллам *SD* лежат 7 спинно-боковых сенсилл (*SDL*), из которых 3 первые располагаются полукругом у внутреннего края задних глаз. Почти сразу же за зоной передних ресничных клеток (за 10-й клеткой) у самого края тела лежат 3 передне-боковые сенсиллы

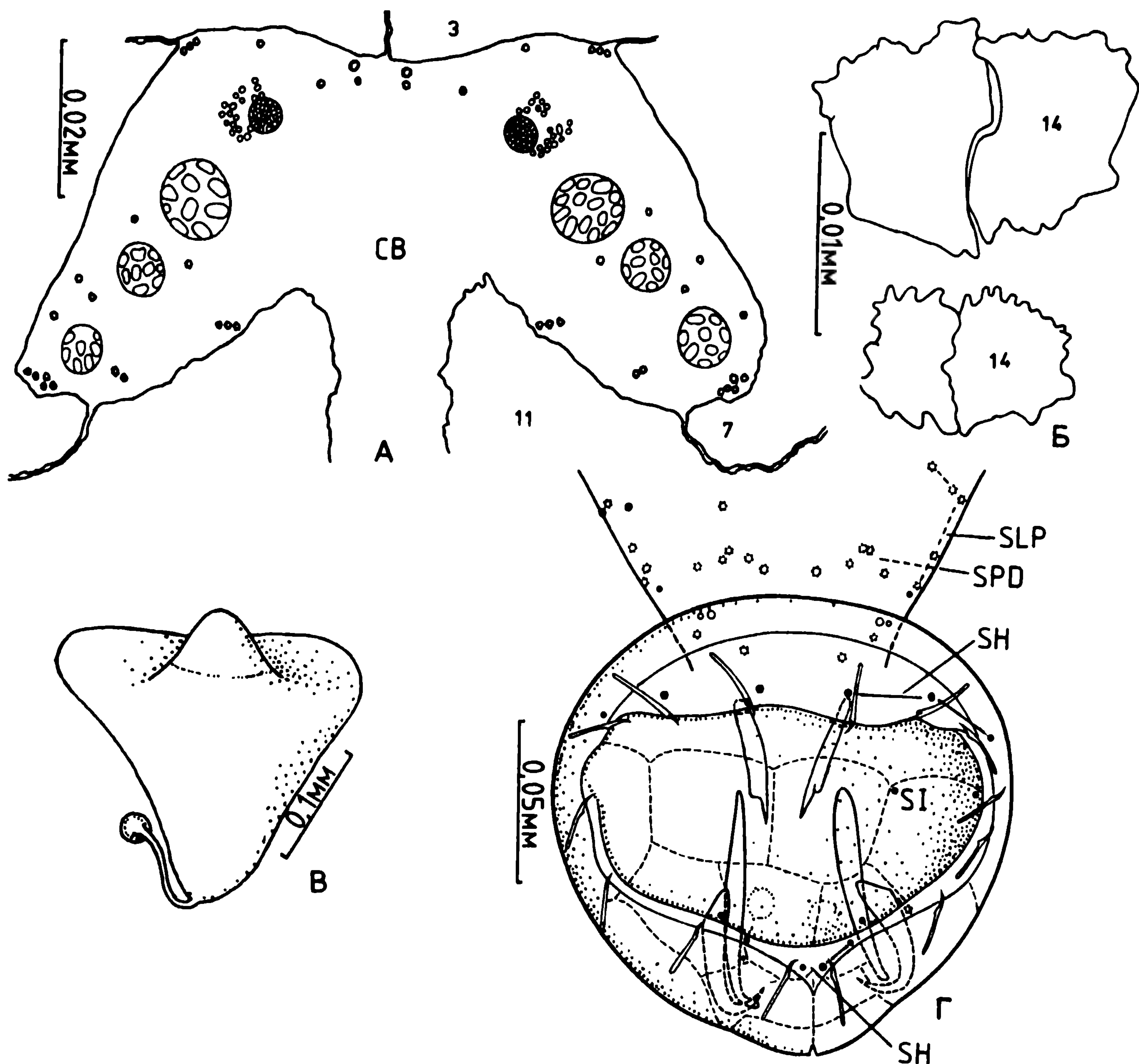


Рис. 2. Некоторые детали покровов личинки *Nitzschia sturionis* в увеличенном виде.
А головная свободная от ресничных клеток зона (*СВ*) сенсиллами и протоками желез, *Б* мелкие покровные клетки (14); *В* яйцо; *Г* задняя часть тела и прикрепительный диск с сенсиллами, вид с брюшной стороны.

(*SLA*) За ними также латерально располагаются еще 5 сенсилл, которые соответствуют группам *SDE* и SL_1 по Ламберу (Lambert, 1978). Надо заметить, что 2 сенсиллы *SDE* всегда находятся в непосредственной близости от экскреторной поры (*PE*). Впереди от сенсилл SL_1 у края тела находится довольно крупное округлое образование, являющееся либо крупной (сложной?) сенсиллой, либо отверстием железистого протока. Позади зоны туловищных клеток располагается довольно много сенсилл. Непосредственно за клетками № 3 у края тела лежат 3—5 сенсилл (*SLP*). Группа из 6—7 сенсилл располагается *S*(*г*)-образно и более медиально (*SPD*), из них 2 последние лежат по существу уже на спинной стороне диска.

На брюшной стороне тела личинки имеются следующие сенсиллы (рис. 1,*А*). Две непарные сенсиллы лежат по средней линии тела между клетками (12 и 13 пар) головной зоны, причем задняя находится непосредственно перед парой мелких покровных клеток (14). 3 крупные брюшные сенсиллы (*SV*) располагаются цепочкой вдоль продольной оси тела позади ротового отверстия, при этом

последняя из них находится вблизи места соприкосновения ресничных клеток (7 и 8) туловищной зоны. Боковая группа (SL_2) состоит из 5—6 сенсилл. Позади зоны туловищных ресничных клеток находятся 2 крупные задне-боковые сенсиллы (*SLP*). На диске мы обнаружили более 10 сенсилл (*SH*) с каждой стороны. Большинство сенсилл приурочено к местам расположения краевых и срединных крючьев. Некоторые сенсиллы находятся на внутренней поверхности чаши диска (на рис. 1,*A* обозначенные пунктиром и зачерненные *SI*), а другие — на его наружном крае. Округлые образования, вероятно являющиеся отверстиями протоков желез диска, обнаружены между задними парами срединных крючьев (рис. 1,*A*).

Хетотаксия переднего конца тела представлена многочисленными сенсиллами, окружающими протоки головных желез (рис. 1,*A*; 2,*A*). Последние открываются в дугообразной передне-брюшной области личинки, свободной от ресничных клеток. Протоки отдельных железистых клеток объединены у *N. sturionis* в несколько более крупных протоков. С каждой стороны имеется по 3 таких сложных протока, связанных с железистыми клетками, вырабатывающими нитевидный секрет и лежащими по бокам тела личинки вдоль глотки. Возможно, что через эти же протоки выводится и секрет железистых клеток, локализующихся в виде широкой поперечной полосы под ресничными клетками головной зоны. Более медиально и впереди открываются протоки желез с мелкозернистым секретом, по всей вероятности, гомологичные антеро-медиальным железам *Entobdella soleae* и других капсалид (Kearn, 1963, 1971; El-Naggar, Kearn, 1983). Все эти железы хорошо заметны у живых личинок. В головной области (*CB*) можно выделить группы из 3+1+3 сенсилл, лежащих у самой передней пары ресничных клеток (3) и сенсиллу в середине *CB* позади уровня передних протоков головных желез. 12—15 относительно крупных сенсилл располагаются вблизи сложных протоков головных желез и ресничных клеток 7 и 11, а ряд более мелких сенсилл (18—20) окружает передние протоки желез.

Обсуждение

Сравнивая результаты наших исследований с данными Ламбера (Lambert, 1978), полученными при изучении трех видов капсалид, а именно: *Benedenia monticelli* (Parona et Perugia, 1895), *Entobdella soleae* (Van Beneden et Hesse, 1863) и *Trochopus pini* (Van Beneden et Hesse, 1863), можно сделать следующие выводы.

Расположение и число покровных ресничных клеток почти полностью совпадает у всех изученных капсалид. Ресничные клетки личинок капсалид крупные, но форма клеток различная. Так, у *Benedenia monticelli* спинные и брюшные клетки туловищных зон и брюшные клетки головной зоны значительно вытянуты в поперечном направлении. Эти же клетки у *N. sturionis* имеют почти квадратную форму. Возможно, это связано с тем, что онкомирацидии последнего вида более вытянуты в длину по сравнению с приземистыми личинками *B. monticelli*. Но у *N. sturionis* обнаружена, как отмечалось,

в области ротового отверстия пара мелких, по-видимому, ресничных клеток (14). Ни у исследованных капсалид, ни у каких-либо других видов моногеней такие клетки ранее не отмечались. Правда, группа из 3—4 мелких передних ресничных клеток имеется у большинства изученных представителей Mazocraeidea и 23 мелкие клетки имеются на брюшной стороне переднего конца тела личинки *Diclybothrium armatum*. Однако у первых они располагаются на самом переднем конце и округлые, а у последних они более обособлены одна от другой и их много. Функция и происхождение этих клеток неясны.

Расположение непонятных округлых образований на границах клеток головной зоны также идентичны у всех изученных видов сем. *Capsalidae*. У личинок капсалид на переднем конце тела открываются протоки головных желез нескольких типов. Так, Керн (Kearn, 1963а, 1971; El-Naggar, Kearn, 1983) описывает у онкомирацидиев *Entobdella soleae* и *Trochopus pini* железы трех типов: латеральные, постеро-медиальные и антеро-медиальные, причем первые два типа желез открываются вместе. У личинок *Capsala martinieri* антеро-медиальные железы обнаружены не были (Kearn, 1963б). В отличие от *Benedenia monticelli*, у которой головные железы открываются многочисленными отдельными протоками, у *Nitzschia sturionis* последние объединены в четыре передне-боковые группы несколько отступя от края тела, в то время как у исследованных Керном видов они расположены терминально и по боковым краям головного конца.

Что касается хетотаксии, то при сохранении общего плана расположения сенсилл имеются все же значительные вариации в количестве и взаимном расположении сенсилл в отдельных группах. Большое сходство у всех исследованных видов имеется в группах *SDL*, *SLA*, *SV* Правда, в последней группе у *B. monticelli* не отмечена третья сенсилла, лежащая между ресничными клетками туловищной зоны (7). Возможно, она осталась незамеченной у *Benedenia*, как и сенсиллы внутренней поверхности диска и непарные сенсиллы перед ротовым отверстием. У *Nitzschia* меньше сенсилл *SDE*, SL_1 и SL_2. Наибольшее же отличие по мнению первого автора — в расположении у *Nitzschia* сенсилл *SD* и задне-спинных *SPD*. Место последних у *Benedenia* занимает группа *SDP*, представляющая продолжение ряда *SD*, разбитого на две части (Lambert, 1980, рис. 15). У *Nitzschia* весь ряд сенсилл *SD* не прерывается и они полностью находятся впереди от места сближения туловищных ресничных клеток. Позади от последних находятся характерно расположенные сенсиллы *SPD*, подобные которым не отмечены у других капсалид.

Некоторые из указанных отличий *N. sturionis* (небольшая разница в числе и положении сенсилл в отдельных группах, в форме ресничных клеток и др.) несущественны и могут быть отнесены к категории индивидуальной или видовой изменчивости, либо просто к случаям недосмотра отдельных сенсилл или их отпадения при фиксации. Вариации отмечались и Ламбером (Lambert, 1978), и наблю-

дались нами у разных особей личинок. Однако такие особенности, как наличие покровных клеток 14, расположение протоков головных желез, сенсиллы *SPD*, вероятно, отражают принадлежность *Nitzschia* к другому подсемейству.

ЛИТЕРАТУРА

Хотеновский И. А. О строении яиц и личинок некоторых видов моногеней рода Diplozoon. — Паразитология, 1975, т. 9, вып. 1, с. 17—27.

El-Naggar M. M., Kearn G. C. Glands associated with the anterior adhesive areas and body margins in the skin-parasitic monogenean Entobdella soleae. — Int. J. Parasitol., 1983, vol. 13, N 1, p. 67—81.

Euzet L., Lambert A. Compléments a l'etude de la' larve de Diplozoon paradoxum von Nordmann, 1832 (Monogenea). — Ann. Parasit., 1971, t. 46, N 6, p. 675—684.

Kearn G. C. The egg, oncomiracidium and larval development of Entobdella soleae, a monogenean skin parasite of the common sole. — Parasitology, 1963, vol. 53, N 3, p. 435—447.

Kearn G. C. The oncomiracidium of Capsala martinieri, a monogenean parasite of the sun fish (Mola mola). — Parasitology, 1963, vol. 53, N 3, p. 449—453.

Kearn G. C. The attachment site, invasion route and larval development of Trochopus pini, a monogenean from the gills of Trigla hirundo. — Parasitology, 1971, vol. 63, N 3, p. 513—525.

Lambert A. Mise en évidence et importance de la chétotaxie larvaire chez les Monogènes Monopisthocotylea. — Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Academie des Sci, Paris, 1976, t. 282, N 11, p. 1109—1112.

Lambert A. Recherches sur l'oncomiracidium des capsalidae (Monogenea). — Ann. Parasit., 1978, t. 53, N 4, p. 351—357.

Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenèse des Monogenea (Plathelmintes). Deuxième partie: structures argyrophiles des oncomiracidiums et phylogènese des Monogenea. — Ann. Parasit., 1980, t. 55, N 3, p. 281—326.

CILIA CELLS AND CHETOTAXY OF NITZSCHIA STURIONIS (ABILDGAARD, 1794) LARVAE (MONOGENEA, CAPSALIDAE)

A. V. Gusev, T. A. Timofeeva

SUMMARY

Data on the quantity and distribution of cuticular celiated cells and sensills of the *Nitzschia sturionis* larvae are given and compared with those of other representatives of the Capsalidae. Two small cuticular cells near the mouth have been observed for the first time. Their function is not clear.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155
USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

РЕСНИЧНЫЕ КЛЕТКИ И ХЕТОТАКСИЯ ПОКРОВОВ ЛИЧИНКИ DICLYBOTHRIUM ARMATUM LEUCKART, 1835 (MONOGENEA, DICLYBOTHRIIDAE) — ПАРАЗИТА ОСЕТРОВЫХ РЫБ

А. В. Гусев, Г. С. Слюсарев

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
Ленинградский государственный университет

Обработка азотнокислым серебром плавающих личинок моногеней издавно применялась для выявления ресничных клеток в их покровах, а затем и сенсилл (Быховский, 1957; Ozaki, 1935; Euzet, Lambert, 1971 и др.). К настоящему времени имеются данные о числе и расположении этих органов у 35 видов из 16 семейств (Lambert, 1980) Нами проведено исследование личинок *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835, представителя еще одного семейства. Взрослые черви этого вида паразитируют на жабрах осетровых северной части Евразии и Северной Америки. Материал собирали в основном в мае — начале июня 1981 г. на базе Дагестанского отделения КаспНИИРХ Турали-2, расположенной на берегу Каспийского моря, к югу от Махачкалы. Зараженность рыб была небольшой, наибольшая (до 20 паразитов) наблюдалась у осетра. Половозрелых червей, снятых с жабр, отсаживали в солонки с чистой пресной или морской водой, где в течение 10—14 ч, некоторые из них откладывали до 60—80 яиц. Развитие яиц шло в темноте при комнатной температуре 18—22° как в морской, при солености в этом районе 11—12‰, так и в пресной воде. Через 8—9 дней из 80—90% яиц при выносе солонок на свет вылуплялись крупные, активно плавающие личинки. Они имеют торпедообразное, немного уплощенное в спинно-брюшном направлении тело, которое отчетливо подразделяется на три отдела: головной, туловищный и дисковый. Длина тела 0,2—0,24 мм, ширина 0,04—0,05 мм, измеряли слабо придавленных посеребренных личинок.

Серебрение проводили по обычной методике (Гинецинская, Добровольский, 1963) с экспозицией на свету 1—3 мин и в подавляющем большинстве случаев с проявлением в метол-гидрохиноновом проявителе и закреплением в растворе гипосульфита. Отмытых водой личинок заключали в глицерин-желатин под покровное стекло и умеренно сплющивали. Надо отметить, что хотя вся проводка осуществлялась одинаково через капли дистиллированной воды и реактивов, процент удачно посеребренных личинок был малый — не

более 10%, причем лишь тех из них, которые весьма активно плавали. У попадавших в пипетку вяло двигавшихся личинок при переносе их в каплю серебра ресничные клетки отпадали.

Микрофотографии личинок были сделаны с препаратов на фотоприставке к микроскопу «Amplival» без применения фазово-контрастного устройства. Зарисовку ресничных клеток и сенсилл тоже делали без применения последнего. Измерение клеток делали по придавленным на препаратах особям.

Ресничные клетки

Ресничные клетки расположены тремя зонами (рис. 1—3) — передней головной, средней туловищной и задней дисковой. Передняя состоит из двух групп клеток — спинно-боковой поперечной

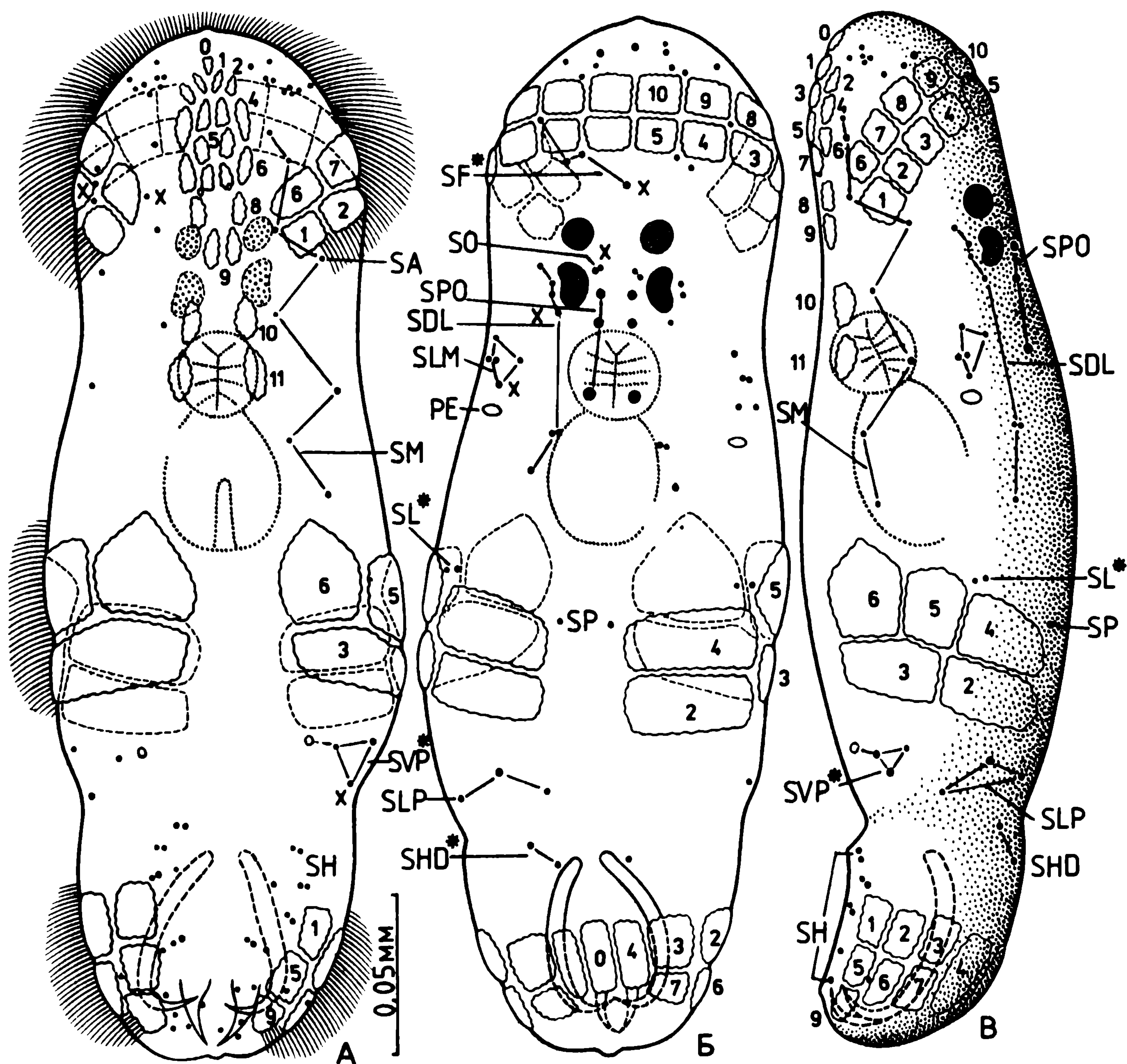


Рис. 1. Ресничные клетки и сенсиллы личинки *Diclybothrium armatum*.

А — вид с брюшной стороны, *Б* — со спинной стороны, *В* — вид сбоку. *Цифры при клетках* условные номера их в головной, средней и дисковой зонах (большинство соответствует употреблявшимся для личинок *Erpocotyle catenulata*); *PE* — экскреторная пора, *SA* и *SM* объединенные брюшные сенсиллы, передние и срединные, *SDL* — спинно-боковые, *SF* передние спинные *, *SH* дисковые краевые, *SHD* дисковые передние *, *SL* срединно-боковые *, *SLP* задие-боковые, *SO* — глазные, *SPO* — заглазничные, *SVP* — брюшные задне-боковые * *SP* срединные спинные, знаками «*» отмечены варьирующие, иногда отсутствующие или непарные сенсиллы, знаком * отсутствующие у *Erpocotyle*.

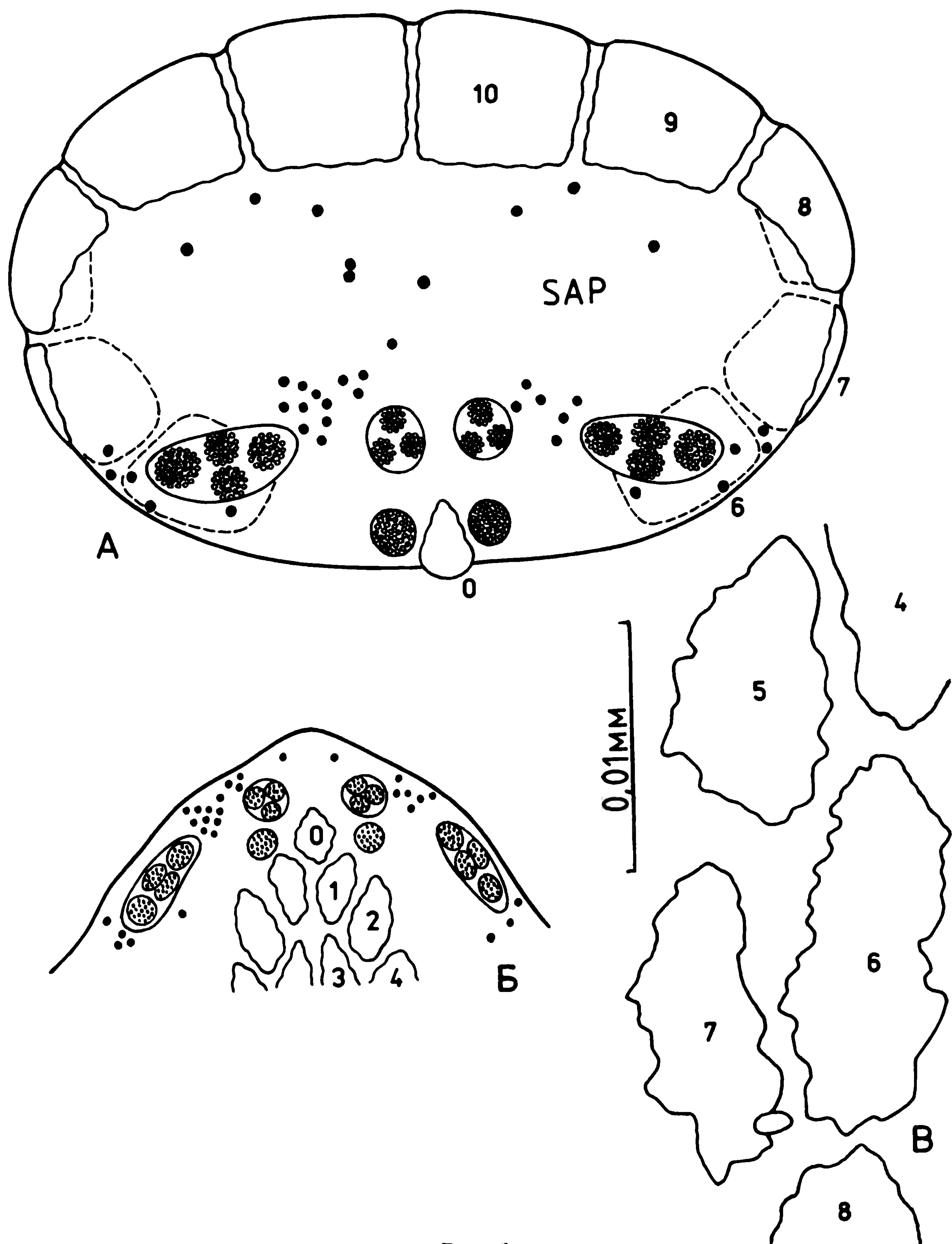


Рис. 2.

А — теменной конец тела личинки с передним рядом ресничных клеток, сенсиллами, порами желез, *Б* — передний конец тела с брюшной стороны с частью брюшных клеток; *В* — брюшные передние ресничные клетки 4—8 пар.

и брюшной продольной. Первая представлена двумя параллельными рядами клеток, как поясом или лентой, охватывающей передний конец личинки со спины и с боков и заходящей на брюшную сторону под углом к продольной оси тела. Оба ряда состоят из 20 почти квадратных клеток (по 10 в ряду) размером 12—14×11—15 мкм. В каждом полуряду две клетки на спинной стороне, одна сбоку, две заходят на брюшную сторону. Вторая группа клеток состоит из

23 мелких удлиненных клеток размером 10—20×5—10 мкм, расположенных вдоль срединной части переднего конца тела на его брюшной стороне. Кроме непарной, самой мелкой передней клетки треугольной или ромбовидной формы, остальные следующие за ней овальные клетки расположены рядами, сначала по четыре, затем по две клетки. Две задние пары наимболее крупных клеток обособлены от остальных и раздвинуты, помещаясь между уровнями заднего края второй пары глаз и заднего края глотки, заходя в туловищный отдел (клетки 10, 11 на рис. 1,*A*). Самый передний теменной конец личинки свободен от ресничных клеток.

В состав средней туловищной зоны входят две симметричные группы самых крупных клеток, охватывающих личинку с боков, но разделенных спинным и брюшным интервалами. В каждой группе по 5 клеток, расположенных двумя косо идущими рядами. В переднем ряду 3 клетки: одна — брюшная — треугольная или пятиугольная [№ 6, нумерация по Ламберу и Майярду (Lambert, Maillard, 1979), хотя расположение клеток иное, чем у *Erpocotyle*] около 30×20—28 мкм, вторая — боковая — почти квадратная (№ 5), 22—28×20—30 мкм, третья — вытянутая в поперечном направлении, иногда расширенная, спинная (№ 4), 18—25×36—40 мкм. Во втором ряду две удлиненные клетки почти такого же размера и формы, как третья первого ряда (№ 2 и 3) (рис. 1,*A*—*B*).

Дисковая зона содержит 17 различных по форме клеток, расположенных на спинной стороне диска и по бокам. Брюшная сторона диска, на которой находится край собственно прикрепительного диска с подходящими к нему краевыми и срединными крючьями, свободна от ресничных клеток. Срединное положение на спинной стороне занимают три сильно удлиненные клетки (№ 0 и 4, нумерация соответствует принятой Ламбером и Майярдом) 24—27×7—10 мкм, по сторонам от них — по три продольных ряда слабо удлиненных или почти квадратных клеток, расположенных одна за другой и заходящих на боковые стороны диска; размер последних 12—19×10—12 мкм (клетки 1—3, 5—7 и 9). Все ресничные клетки имеют неровные края, особенно клетки передней брюшной группы (рис. 2,*B*) варьируют по форме, сохряняя, однако, стабильность в расположении и числе. Во всех зонах между отдельными клетками имеются промежутки.

У личинок хорошо проглядываются глотка, зачаток кишки, мешковидной формы железистые тяжи по передней трети тела и две пары глаз. Никаких следов рта не обнаружено, по-видимому, у плавающих личинок его еще нет.

Сенсиллы

Для удобства сравнения с другими изученными на хетотаксию личинками моногеней, в первую очередь с гексаботриидами, наиболее близкими из них к диклиботриидам, при описании мы используем обозначения групп сенсилл, принятые в статье Ламбера и Майярда

(Lambert, Maillard, 1979). Общее число выявленных сенсилл на теле личинки *D. armatum* около 160.

На спинной стороне основная масса сенсилл расположена вокруг задней пары глаз и в прилежащей части туловища. Имеется группа передних сенсилл, для которых предлагаем обозначение *SF* — sensillae frontalis, состоящая из трех парных сенсилл, одна из которых расположена между рядами головных клеток (между углами 3, 4, 8, 9 клеток), две — позади клетки 4, и одной непарной, находящейся впереди от передней пары глаз (иногда она отсутствует). Далее следует пара сдвоенных глазных сенсилл *SO* (иногда отсутствуют) между передними краями второй пары глаз. За ними следует прямой ряд из трех пар крупных сложных заглазничных сенсилл *SPO*. Кнаружи от задней пары глаз и за ними расположен ряд из 7 пар спинно-боковых сенсилл *SDL* (две сближенные) и 5—6 сенсилл срединно-боковых *SLM* (тоже две сближенные). Под ними расположена овальная выделительная пора. На спинном интервале между ресничными клетками туловищной зоны находится пара сенсилл *SP*, а перед стыками передней спинной и боковой клеток — еще по паре сенсилл, которые обозначим *SL* в отличие от задне-боковой группы из 3 пар сенсилл позади спинных ресничных клеток туловищной зоны *SLP* Завершают набор спинных сенсилл 2 пары сенсилл передней части прикрепительного диска, обозначенные *SHD*.

На брюшной стороне между спинно-боковой, брюшной группами передней ресничной зоны и передним рядом клеток туловищной зоны имеются 8 разрозненных парных сенсилл, расположенных в шахматном порядке с каждой стороны (обозначим их *SA* и *SM*). Позади брюшных клеток туловищной зоны расположены слева и справа треугольниками парные группы из 4 преддисковых сенсилл *SVP*, из которых крайние к срединной линии тела крупные, видимо, сложные. Наибольшее число сенсилл брюшной стороны сосредоточено у края диска и приурочено к краевым и срединным крючьям (если диск раскрыть, то они окажутся на его спинной поверхности). Их всего 32 (*SH*), из них 8 сдвоенные.

Самый передний, свободный от ресничных клеток «теменной» конец тела личинки весьма насыщен сенсиллами (*SAP*), которых мы насчитали около 40 (рис. 2,*А*). Здесь же находятся хорошо посеребренные 3 пары групп протоков головных желез. Из них 2 пары округлых расположены по бокам и впереди от непарной передней ресничной клетки, третья — удлиненная — сдвинута к концам поперечной спинно-боковой ленты ресничных клеток. Вокруг них расположены более 2/3 сенсилл этого участка тела.

Подавляющее большинство сенсилл стабильны по расположению и числу, билатерально симметричны. Однако иногда не удается обнаружить непарную из передней группы *SF*, глазных сенсилл *SO*, заднюю из сенсилл *SLM*, одну из сенсилл *SLP* спинной стороны личинки и заднюю из сенсилл *SVP* брюшной стороны (на рис. 1,*А, Б* они отмечены знаком *). В одном случае обнаружены 3 сенсиллы между клетками 1—2 и 6—7 головного ресничного пояса лишь на одной стороне; не удалось выявить также зеркальных пар некоторых сенсилл теменного и дискового концов тела.

Некоторые сенсиллы сдвоены, например, глазные *SO* по паре из сенсилл *SDL*, *SLM* и около четверти (передние) из сенсилл диска. Особо следует отметить оставшуюся не упомянутой пару сенсилл, расположенных у заднего края пары мелких ресничных клеток в средней части брюшной группы передней зоны клеток (клетка 7 на рис. 1,*A*; 3,*B*, *вклейка*). Возможно, это не сенсиллы, а отверстия протоков желез, как и упомянутая выше одна из сенсилл *SVP* (на рис. 1,*A*, *B* не зачерненная).

Обсуждение

Как и следовало ожидать, расположение и число ресничных клеток личинок *D. armatum* и *Erpocotyle catenulata*, исследованных Ламбером и Майярдом (Lambert, Maillard, 1979), имеют большое сходство. Почти идентична группа клеток головного пояса, отличие лишь в отсутствии у *D. armatum* клеток 11-й пары. Аналогичное сходство в дисковой зоне, отличие — в отсутствии у *D. armatum* 8-й пары клеток. Различие в форме клеток 4 и 0 не существенно. Большое различие в расположении туловищных групп клеток, в их форме и отсутствии у *D. armatum* одной пары клеток, по-видимому, 1-й. Но наиболее существенная особенность личинки *D. armatum*, отличающая ее не только от личинки *E. catenulata*, представителя родственного семейства, но и от всех известных личинок других моногеней — это наличие передней брюшной группы из 23 клеток, увеличивающее общее число клеток до 70, т. е. до числа, даже превышающего характерное для низших моногеней, а отнюдь не для высших.

Если считать гексаботриид группой более примитивной, чем диклиботрииды, стоящей ближе к исходным предкам всего отряда Diclybothriidea [пока это мнение Б. Е. Быховского (1957) не опровергалось], то вполне допустимо предположение, что первые сохранили исходное состояние ресничного покрова. У вторых же в процессе расхождения семейств 1-я клетка средней и 8-я дисковой зоны их предков была утрачена, а вместо пары головных клеток № 11 появились 23 мелких клетки. Чем такие изменения вызваны за 500-миллионолетнюю историю «притирки» продиклиботриид к их хозяевам, сказать трудно. Возможно, они выполняют какую-либо иную функцию, чем остальные локомоторные.

Столь же неясен и вопрос о сенсиллах. Если у гексаботриид их около 120 (надеемся, что исследователи личинок этих паразитов выявили все сенсиллы), то у диклиботриид их около 160. При этом, если сенсиллы заглазничные *SPO*, положенные в основу филогенетических построений Ламбера (Lambert, 1980) и исчезающие у осевших личинок, а также сенсиллы *SLM*, *SP*, *SLP*, теменные *SAP* и дисковые *SH* идентичны или близки по числу и расположению, то сенсилл глазных *SD* у *D. armatum* только две (или по одной сдвоенной), а не три, как почти у всех личинок моногеней; иначе, чем у *E. catenulata* расположены и имеются в большем числе спинно-боковые *SDL* и объединенные передние и срединные *SAM* (*SA* и *SM*) брюшной

стороны; наконец, появились новые — передние *SF*, задне-боковые *SVP*, средне-боковые *SL*, дисковые спинные *SHD*. Однако у *Diclybothrium* не обнаружена пара передне-боковых сенсилл *SLA*, имеющаяся у *Erpocotyle*.

Отмеченные различия между личинками *D. armatum* и *E. catenulata* вряд ли можно считать принципиальными. Гораздо важнее их черты сходства, которые подкрепляют филогенетическое единство обоих семейств и их обособленность от Mazocraeidea. Сходство в расположении основных групп ресничных клеток (без передних брюшных) с таковыми у низших моногеней — лишь новый довод в пользу высказывавшегося мнения об отхождении их ствола в самом начале разделения первичных моногеней на два главных направления. В связи с этим особый интерес представило бы исследование покровов личинок представителей близкого к Diclybothriidea отряда Chimaericolidea, как отмечает и Ламбер (Lambert, 1980). Предположение же последнего о возможности происхождения ресничного покрова личинки гексаботриид от такового полистоматид путем концентрации их ресничных клеток нам кажется весьма искусственным, как и сближение ветвей Polystomatidae и Hexabothriidae в схеме этого исследователя. Высоко оценивая его выдающиеся открытия в области изучения личиночных структур и постларвального их морфогенеза, не можем, однако, не отметить необходимость сочетания его остроумных построений со всесторонними данными о прикрепительных образованиях — органах, ведущих в эволюции класса, а также о других системах личиночных и имагинальных органов. Это позволит устранить односторонность его подхода к проблеме филогении моногеней и, вероятно, вызовет существенную перестройку имеющихся филогенетических схем класса, в том числе и им предложенной.

В заключение авторы считают своим приятным долгом выразить признательность Т. А. Тимофеевой, принимавшей активное участие в сборе материалов в Турали-2, В. А. Ободниковой и О. Н. Пугачеву, представивших в наше распоряжение препараты выведенных и посеребренных ими личинок *D. armatum* в разное время в дельте Волги. Особую благодарность приносим А. Д. Алигаджиеву и директору Дагестанского отделения КаспНИИРХ М. О. Омарову за помощь в добыче рыб и за предоставление помещения для работы.

ЛИТЕРАТУРА

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М. — Л., изд. АН СССР, 1957, 509 с.

Гинецинская Т А., Добровольский А. А. Новый метод обнаружения сенсилл личинок трематод и значение этих образований для систематики. — Докл. АН СССР, 1963, т. 151, вып. 2, с. 460—463.

Euzet L., Lambert A. Complements a l'étude de la larve de Diplozoon paradoxum Von Nordmann, 1832 (Monogenea). — Ann. Parasitol., 1971, t. 46, N 6, p. 675—684.

Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenese des Monogenea (Plathelminthes) Deuxieme partie: Structures argyrophiles des oncomiracidiums et philogenese des Monogenea. — Ann. Parasitol., 1980, t. 55 N 3, p. 281—325.

Lambert A., Maillard C. L'oncomiracidium d'Erpocotyle catenulata (Guberlet, 1933) (Monogenea, Hexabothriidae) parasite de Mustelus mustelus (L.) (Selachii). — Ann. Parasitol., 1979, t. 54, N 1, p. 113—115.
Ozaki Y Studies on the frog-trematode Diplorchis ranae. II. Morphology and behavior of the swimming larva. – J. Sc. Hiroshima Univ., 1935, ser. B, vol. 4, N 3, p. 23—34.

CILLIATED CELLS AND CHETOTAXY OF ONCOMIRACIDIUM TEGUMENT OF DICLYBOTHRIUM ARMATUM LEUCKART, 1835 (MONOGENEA, DICLYBOTHRIIDAE) — PARASITE OF ACIPENSERID FISHES

A. V. Gusev, G. S. Slusarev

SUMMARY

Data on the distribution and number of cilia cells and sensills of the oncomiracidium of Diclybothrium armatum Leuckart, 1835 have been elucidated. The number and distribution of both are constant and are similar of those of the lower Monogenea than of the most groups of higher ones. The oncomiracidium of Diclybothrium differs from oncomiracidia mostly of all other Monogenea having two types of cilia cells — big and small ones. But the number and distribution of big cells and of the chief dorsal sensills are near to that of the Hexabothriidae. The philogenetic importance of these structures is discussed.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ МОНОГЕНЕЙ

П. И. Герасев, Л. А. Юнчис

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Моногенеи, относящиеся к церкомерным плоским червям, в большинстве своем являются эктопаразитами рыб и, в отличие от цестод, гирокотилид и амфилин, имеют хорошо развитую пищеварительную систему. Высшие моногенеи и полистомиды питаются кровью своих хозяев. К факультативному питанию кровью переходят и некоторые виды низших моногеней, например *Tetraonchus monenteron*, *Dactylogyrus vastator* (Успенская, 1962). В основном же низшие моногенеи поедают слизь и эпителиальные ткани рыб.

В основу систематики класса моногеней по предложению Б. Е. Быховского (1957) положено строение органов прикрепления. В последнее время Ламбер (Lambert, 1979) выдвинул новые критерии его систематики, основанные на хетотаксии, а также на числе и расположении ресничных клеток у онкомирацидиев. До сих пор у специалистов по моногенеям не выработался единый взгляд на макросистематику этого класса. Так, полистомид, обладающих присосками и питающихся кровью, ряд зарубежных исследователей (Baer, Euzet, 1961; Llewellyn, 1970 и др.) относит к высшим моногенеям, в отличие от системы Б. Е. Быховского (1957), в которой полистомиды, обладающие 16 краевыми крючьями,отнесены к низшим моногенеям. Возможно, что разрешению этой проблемы будет способствовать сравнительное изучение пищеварительной системы и процессов пищеварения у высших и низших моногеней, являющихся облигатными и факультативными гематофагами, и червей, не питающихся кровью хозяев.

Наличие у моногеней двух принципиально различных пищевых субстратов (слизистый эпителий и кровь) и, как будет показано далее, различных типов гастродермиса, переход некоторых паразитов к факультативному питанию кровью и ряд адаптаций, связанных с этим процессом, должны привлечь внимание исследователей к изучению пищеварительной системы моногеней.

С другой стороны, до настоящего времени в литературе рассматривались общий план строения и тонкая морфология отдельных частей пищеварительной системы только крупных моногеней. О строении этой системы органов у мелких низших моногеней (дактилогириды, тетраонхиды, гиродактилиды) достоверно известно только то, что у них имеется глотка и кишечник. Очевидно, что исследование

пищеварительной системы этих групп моногеней имеет теоретический и практический интерес.

Настоящая публикация состоит из нескольких взаимосвязанных частей: изложение собственных данных по строению пищеварительной системы некоторых низших моногеней, полученных как на живом материале, так и с помощью гистологических методик; обзор литературных данных по ультратонкому строению гастродермиса моногеней и обсуждение полученных данных и перспектив исследований пищеварительной системы моногеней.

Оригинальные данные по строению пищеварительной системы низших моногеней

Ряд видов (*Dactylogyrus robustus*, *D. sphyrna*, *D. chranilowi*, *D. tuba*, *Ancyrocephalus paradoxus*, *Tetraonchus monenteron*) был собран на Рыбинском водохранилище и Куршском заливе Балтийского моря; угри, зараженные представителями рода *Pseudodactylogyrus*, были получены с Конаковского рыбоводного завода (Калининская обл.). Червей снимали с жабр рыб, фиксировали жидкостью Буэна и заливали на целлоидиновых пластинках в парафин. Срезы толщиной 5—7 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну.

Общеизвестны трудности изготовления окрашенных тотальных препаратов и гистологических срезов из мелких низших моногеней, поэтому изложенные ниже данные по гистологическому строению пищеварительной системы этих моногеней являются предварительными и в дальнейшем должны быть сопоставлены с результатами электронно-микроскопических и гистохимических исследований.

Dactylogyrus robustus собран с язя (*Leuciscus idus*) Его пищеварительная система состоит из глотки, короткого пищевода, который представляет собой, по-видимому, тонкую пластинку и лишен клеток, непарной части кишечника и двух его ветвей, которые не сливаются на заднем конце тела. Массивная округлая глотка направлена на вентральную сторону. В ней удалось увидеть только радиальные мышечные волокна. У живых червей на ее переднем конце хорошо заметны шесть конечных резервуаров секрета внутриглоточных железистых клеток, расположенных в задней части глотки. На срезах вся глотка между радиальными мышечными пучками заполнена гранулированным секретом. Изредка удается увидеть ядра внутриглоточных желез, размером 4—6 мкм (рис. 1, *А*). По бокам от глотки между ее проксимальной частью и дорзальной поверхностью тела расположены две обширные группы мелких одноклеточных желез. Цитоплазма этих клеток волокнисто-гранулированная. Ядро небольшое (6—7 мкм) с крупным ядрышком. У живых червей и на срезах продольные оси этих клеток направлены в сторону пищевода. Очевидно, что эти многочисленные железы нужно рассматривать как пищеводные.

Эпителиальные клетки в ветвях кишечника неравномерно расположены на базальной пластинке, которая не окрашивается, но хорошо заметна при использовании фазово-контрастного устройства;

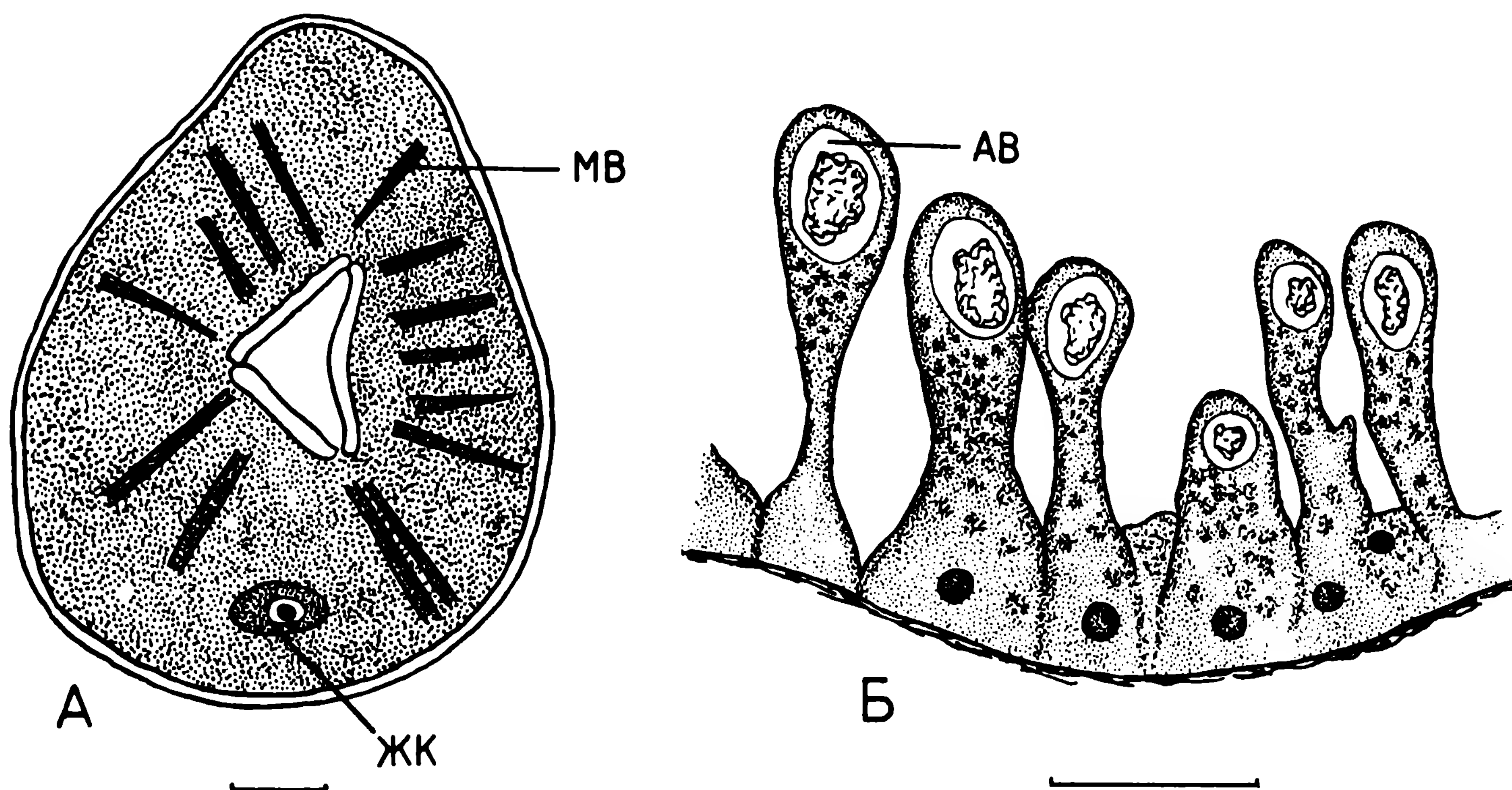


Рис. 1. Глотка и гастродермис *Dactylogyrus robustus*.
А — поперечный срез глотки, *Б* — продольный срез кишечника

Условные обозначения к рис. 1—12:
АВ — апикальная вакуоль, *АГ* — аппарат Гольджи, *АК* — апикальный карман, *БП* — базальная пластинка, *В* — вакуоль, *ВАМ* — выросты апикальной мембраны, *Г* — глотка, *ГГ* — гемоглобин, *ГК* — гематиновый канал, *ГКЛ* — гематиновая клетка, *ГЛ* — гликоген, *ГЛЗ* — глаз, *ГМ* — гематин, *Д* — десмосома, *ЖК* — железистая клетка, *ЖС* — железистый секрет, *Л* — липиды, *К* — кишечник, *М* — митохондрия, *МВ* — мышечные волокна, *МП* — мембранные пузырьки, *МТ* — микротрубочки, *ОТ* — остаточное тело, *П* — паренхима, *ПВ* — пищеварительная вакуоль, *ПК* — просвет кишечника, *ПЩ* — пищевод, *СКЛ* — соединительная клетка, *СС* — соединительный синцитий, *Т* — трубочки, *ТВМ* — трубчатые впячивания мембраны, *шЭПС* — шероховатая эндоплазматическая сеть, *Я* — ядро, *ЯИ* — яичник. Масштабная линейка — 10 мкм.

они одного типа, имеют вытянутую форму (рис. 1, *Б*) и неодинаковы по размерам (от 14 до 19 мкм). Обычно они содержат одну крупную апикальную вакуоль. Ядро небольшое (1—2 мкм) с рыхлым неоформленным ядрышком. Гастродермальные клетки непарной части кишечника (от пищевода до бифуркации) не столь вытянуты и редко снабжены вакуолью. Кишечные стволы окружены продольными мускульными волокнами.

D. sphyrna собран с густеры (*Blicca bjoerkna*). Его пищеварительная система состоит из глотки, короткого пищевода, непарной части кишечника и двух его ветвей, которые сливаются позади семенника, образуя небольшой вырост, направленный к прикрепительному диску. Глотка направлена строго вентрально и обладает хорошо развитой мускулатурой; наиболее мощное развитие получают радиальные мышечные волокна и мышцы вокруг глоточного канала, вероятно, производные от кольцевых. Под покровами стенки глотки * иногда видны кольцевые мышечные волокна. На срезах в

* В последнее время стенка глотки плоских червей подразделяется на 2 участка: наружная стенка, выступающая в глоточный карман, и внутренняя, расположенная в толще тела (Иоффе, 1982). В нашем случае место соединения глоточного кармана со стенкой глотки определить трудно, поэтому мы используем термины «стенка глотки» и «глоточный канал».

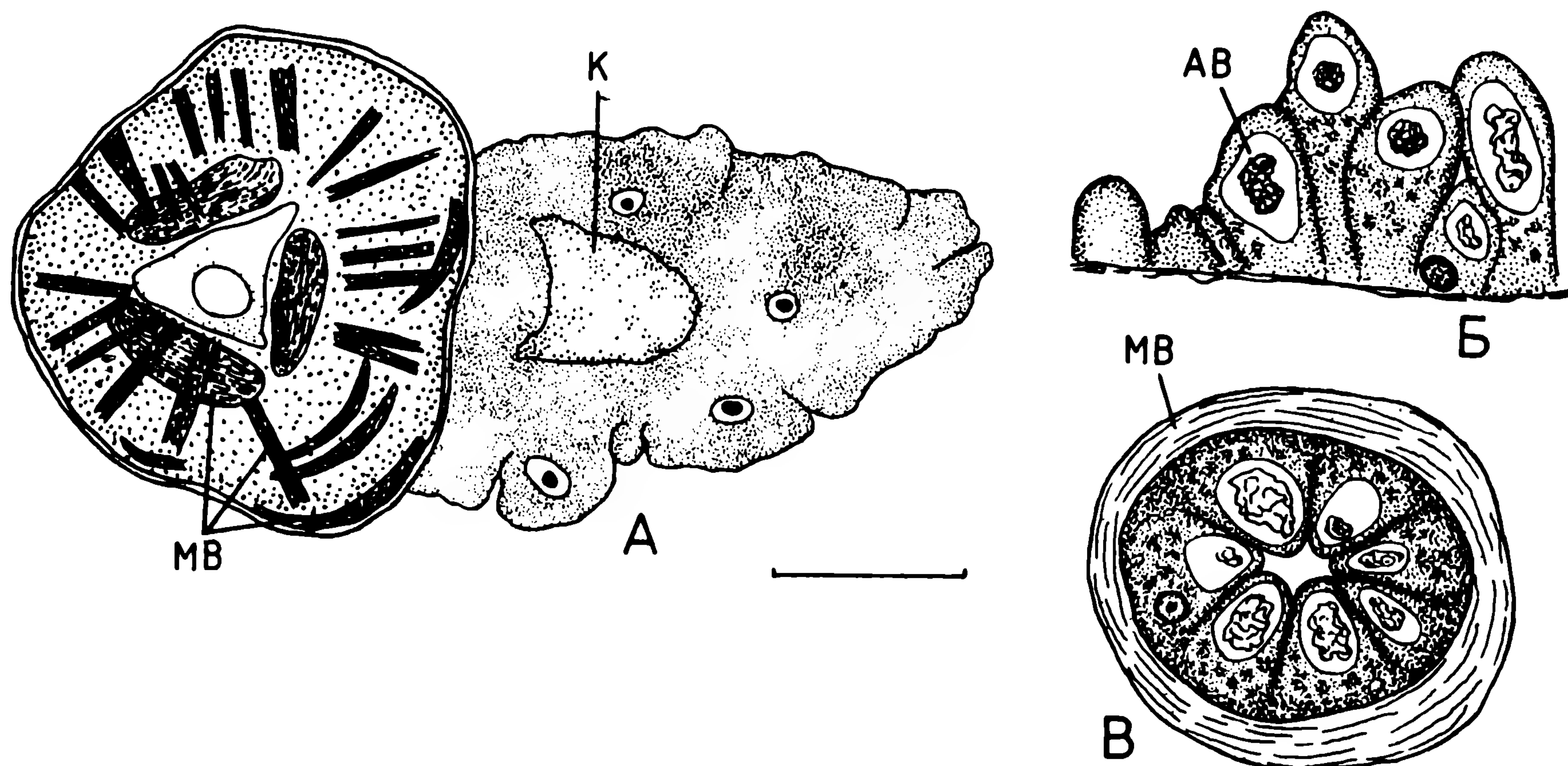


Рис. 2. Глотка и гастродермис *D. sphyrna*.

А — фронтальный срез через глотку и непарную часть кишечника, *Б* — продольный срез кишечника, *В* поперечный срез кишечника.

проксимальной части глотки обнаружено несколько железистых клеток, продуцирующих гранулированный секрет. Ядра размером 2—3 мкм. Глоточный канал на поперечных срезах треугольной формы. Два мощных мышечных пучка связывают проксимальную часть глотки и дорзальную поверхность тела. У живых червей глотка способна к сильному выдвижению из глоточного кармана. Имеются одноклеточные железы, расположенные вентрально по бокам от начала ветвей кишечника и открывающиеся в пищевод, который, повидимому, образован пластинкой, так как тел клеток, его образующих, не обнаружено. У живых паразитов протоки желез в месте слияния с пищеводом каплевидно расширены из-за большого количества гранулированного секрета. Непарная часть кишечника с дорсальной стороны одета своего рода чехлом из мелких железистых клеток с ядрами размером около 2 мкм (рис. 2, *А*).

Гастродермальные клетки на поперечных срезах кишки пирамидальной формы, а на продольных — разного размера и формы, сидят на базальной пластинке и имеют ядро размером 1—2 мкм с ядрышком и крупную вакуоль (рис. 2, *Б*). В последней заметны небольшие включения. Кишечные стволы окружены слоем кольцевой мускулатуры, которая хорошо видна при сокращении (рис. 2, *В*).

D chranilowi собран с синца (*Abramis ballerus*). Пищеварительная система состоит из глотки, короткого пищевода, непарной части кишечника и двух его ветвей, которые сливаются позади семенника. На переднем конце глотки, направленной на вентральную сторону тела, у живых взрослых особей видны 6 резервуаров внутриглоточных железистых клеток. У молодых паразитов эти резервуары мельче и их больше десяти. На гистологических срезах у зрелых моногеней в глотке обнаружены 6 железистых клеток, лежащих в ее проксимальной части (рис. 3, *А, Б*), очевидно связанных с резервуарами на апикальном конце глотки. Как показано на электронограммах, по-

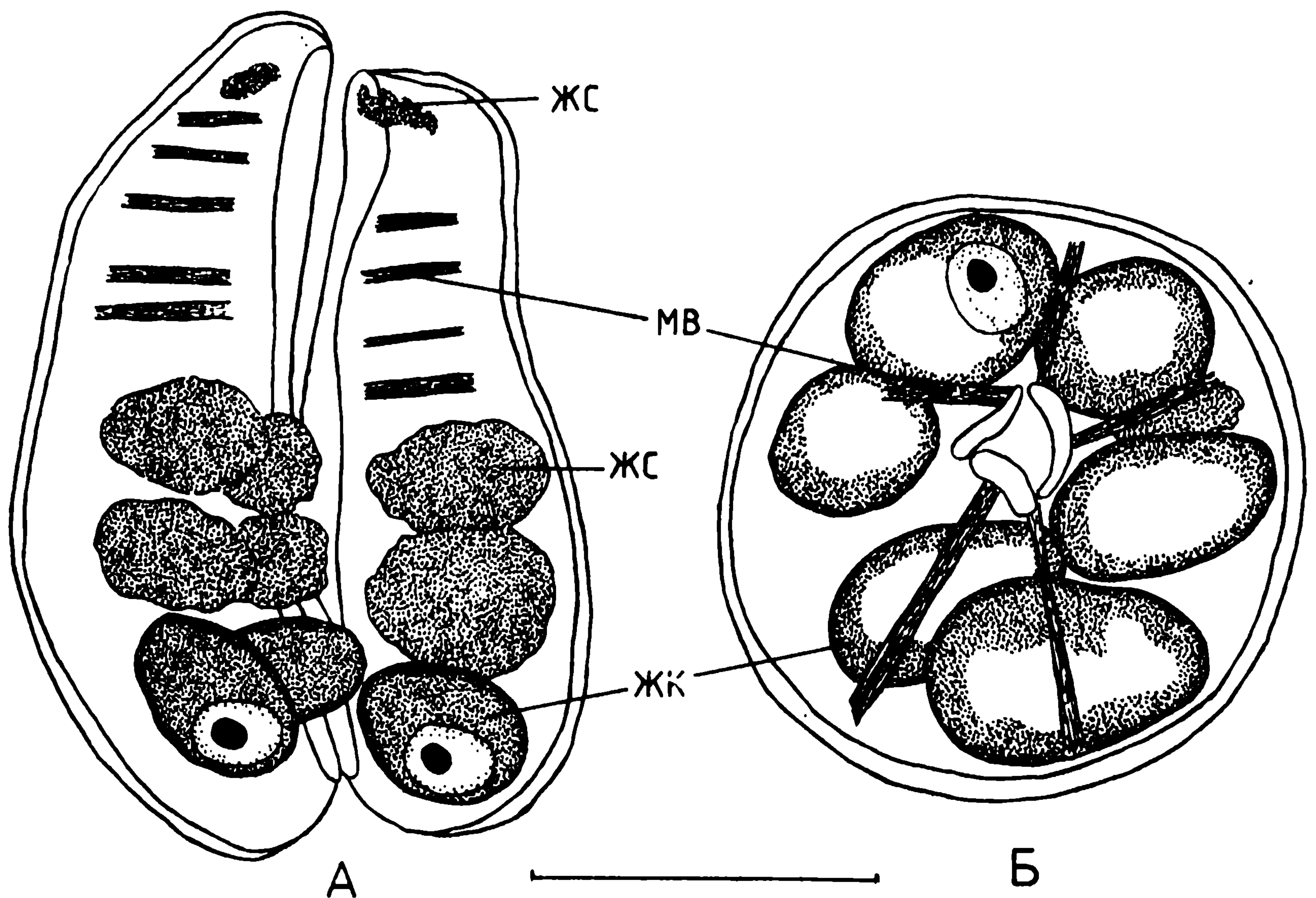


Рис. 3. Глотка *D. chranilowi*.
А — продольный срез, *Б* косопоперечный срез

лученных при предварительном электронно-микроскопическом изучении *D. chranilowi*, в средней части глотки имеются округлые конкреции секрета, располагающиеся между радиальными мышечными волокнами, а не железистые клетки, как это было отмечено на гистологических срезах для *D. extensus* (Герасев, 1977). На электронограммах видно, что стенка глотки имеет наружный продольный слой мышечных волокон, внутренний радиальный, а треугольный глоточный канал окружает кольцевая мускулатура. В пищевод, образованный, по-видимому, пластинкой, открываются справа и слева 2 группы одноклеточных пищеводных желез. Гастродермальные клетки, располагающиеся, вероятно, на базальной пластинке, очень мелки и гистологические срезы неинформативны.

D. tuba собран с язя (*Leuciscus idus*). Его пищеварительная система состоит из глотки, пищевода, непарной части кишечника и двух его ветвей, которые сливаются позади семенника. Пищевод образован несколькими клетками (рис. 4, *А*) Глотка, направленная вентрально, у живых паразитов имеет на переднем конце 6 резервуаров внутриглоточных желез, каждая из которых представлена крупной клеткой размером 5×7 мкм (рис. 4, *А*, *Б*) Имеются 2 группы желез (рис. 4, *В*), по-видимому, пищеводных, протоки которых в месте слияния с пищеводом, заполнены гранулированным светопреломляющим секретом, и хорошо заметны у живых моногеней. Эпителиальные клетки кишечника, которые на поперечных срезах кишки имеют разные размеры и трапециевидную форму, обладают относительно крупным ядром (2—3 мкм) с ядрышком и несут мелкие апикальные вакуоли (рис 4, *Г*) Гастродермальные клетки расположены

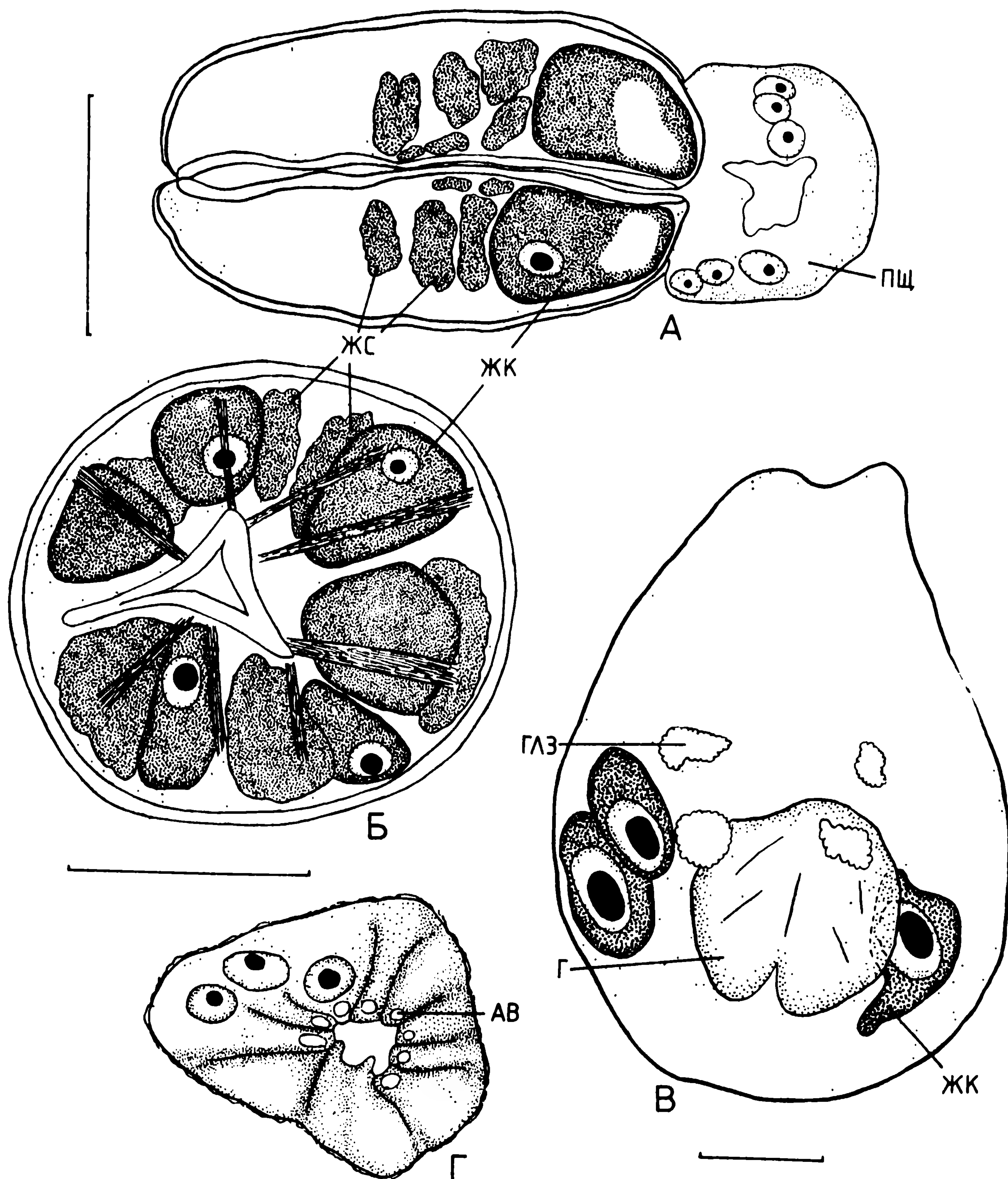


Рис. 4. Глотка, кишечник и пищеводные железы *D. tuba*.
А — продольный срез глотки с прилегающим участком пищевода, *Б* косопоперечный срез *В* — фронтальный срез переднего конца тела, *Г* поперечный срез кишки.

на базальной пластинке. Мышц, окружающих кишечную трубку, не обнаружено.

Pseudodactylogyrus bini (Kikuchi, 1929) и *P microrchis* Ogawa et Egusa, 1976 собраны с японского угря (*Anguilla japonica*). Пищеварительная система обоих видов имеет сходное строение и представлена глоткой, коротким пищеводом, непарной частью кишечника и двумя его ветвями, сливающимися перед мощно развитыми железами прикрепительного диска позади семенника. Глотка направлена

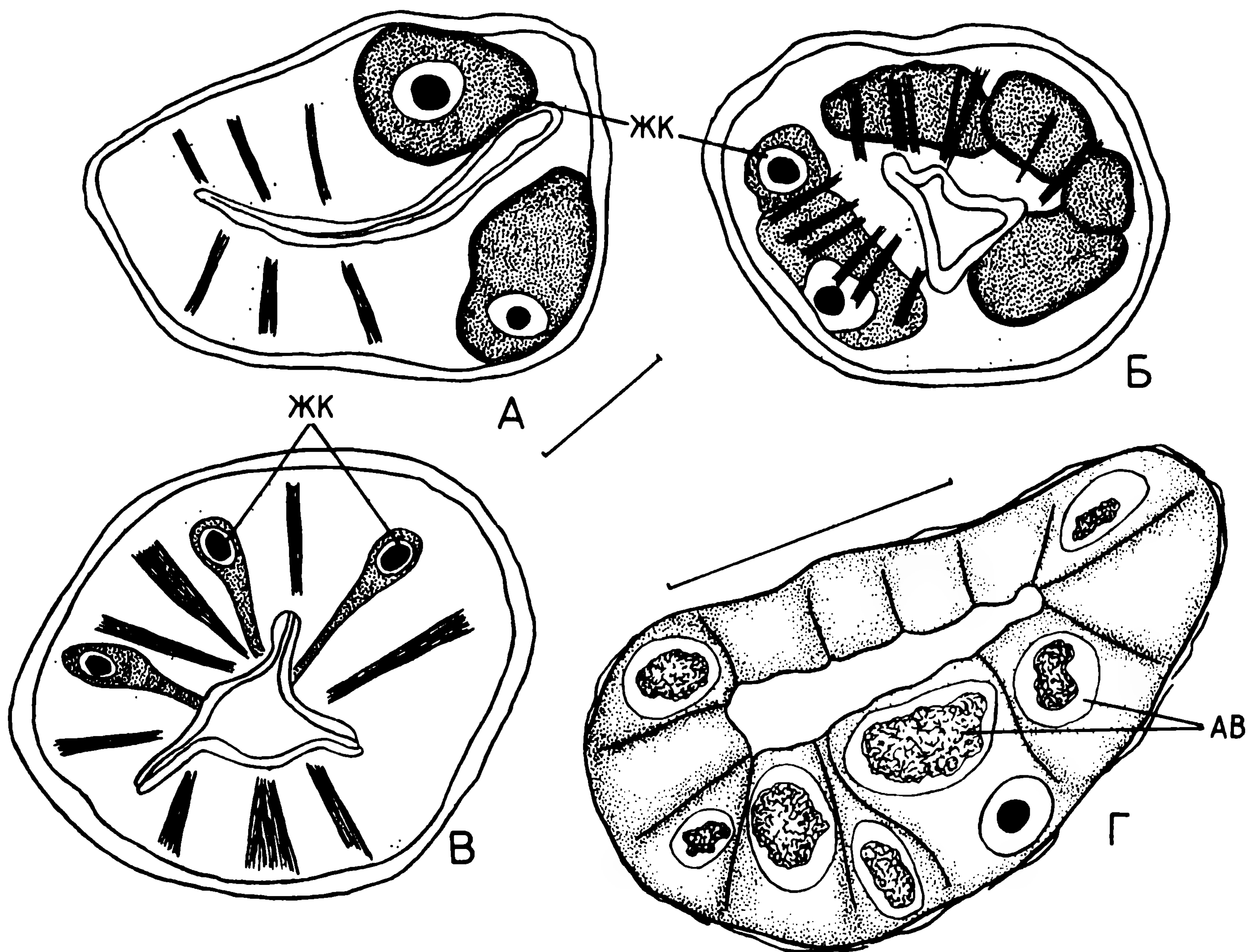


Рис. 5. Глотка и кишечник представителей рода *Pseudodactylogyrus*.
А—В – срезы глотки, *Г* срез кишки.

вентрально и имеет на поперечных срезах треугольный глоточный канал. В ней отмечены радиальные мышцы. В ее проксимальной части на срезах обнаружены 6 крупных железистых клеток с ядром, размером 10—12 мкм (рис. 5, *А, Б*). В передней трети обнаружено несколько мелких ампулообразных желез, которые изливают секрет в глоточный канал (рис. 5, *В*) В пищевод, образованный, вероятно, пластинкой, с двух сторон изливают гранулированный секрет 2 пары пищеводных железистых клеток с ядром размером 5—6 мкм. Гастродермальные клетки на косо-продольных срезах имеют трапециевидную форму, несут крупную апикальную вакуоль (рис. 5, *Г*) Имеется базальная пластинка, подстилающая кишечную трубку.

Ancyrocephalus paradoxus собран с судака (*Stizostedion lucioperca*) Рыбинского водохранилища. Пищеварительная система представлена крупной глоткой, коротким пищеводом, непарной частью кишечника и двумя его ветвями, которые не сливаются на заднем конце тела. У живых паразитов глоточный канал на различных этапах функционирования глотки может быть треугольным, шестиугольным или даже двенадцатиугольным. В стенке глотки выделяется наружный продольный слой мышц, под которым расположены кольцевые мышцы. Толщу глотки пронизывают радиальные мышечные волокна. Глоточный канал на поперечном срезе треугольной формы (рис. 6, *А*) Его «обрамляют» мышцы, которые

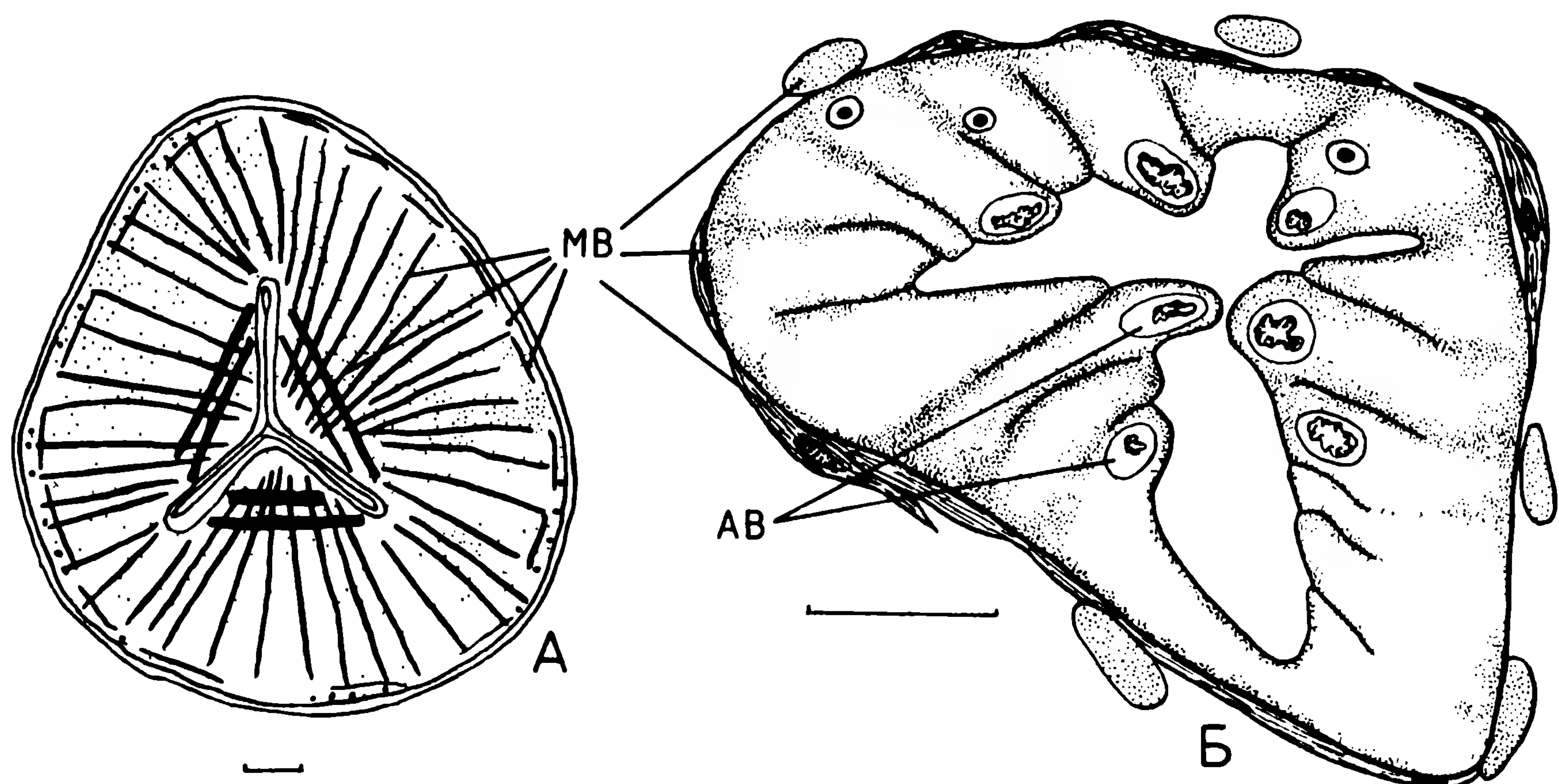


Рис. 6. Глотка и кишечник *Ancyrocephalus paradoxus*.
А — поперечный срез глотки, *Б* — поперечный срез кишки.

можно считать производными от кольцевых и сокращение которых приводит к образованию шести- или двенадцатигранного просвета. На апикальном конце глотки хороошо заметны 6 крупных резервуаров глоточных желез. На срезах имеются многочисленные одноклеточные пищеводные железы. Строение пищевода осталось не ясным. Гастродермальные клетки на апикальном конце несут крупную вакуоль (рис. 6, *Б*), расположены на базальной пластинке и обладают разными размерами и формой. Кишечная трубка окружена как продольными, так и кольцевыми мышечными волокнами.

Tetraonchus monenteron собран со щуки обыкновенной (*Esox lucius*) Этот вид, в отличие от всех остальных моногеней, рассмотренных выше, питается не только слизью и эпителием жабр, но иногда и кровью хозяина. В нашем материале представлены черви, кишечник которых заполнен кровью, что хорошо заметно при сборе паразитов, у которых кишечная трубка ярко-красного цвета.

Пищеварительная система состоит из глотки, короткого пищевода и мешковидного кишечника. Пищевод, по-видимому, образован пластинкой. Глотка подразделяется на 2 хорошо выраженных отдела: передний мышечный и задний железистый (рис. 7, *А, Б*) В последнем находятся 6 железистых клеток. В мышечном отделе глотки обнаружены радиальные мышцы и, по-видимому, кольцевые, окружающие глоточный канал. Резервуаров секрета внутриглоточных желез на апикальном конце глотки не обнаружено. У живых червей обнаружены резервуары секрета одноклеточных желез, открывающихся, по-видимому, в пищевод. Кроме того, к пищеводу с дорзальной стороны прилегают 2 клетки размером 6×12 мкм, вероятно, железистой природы (рис. 7, *Б*). По ходу кишечной трубки встречаются мелкие одноклеточные железы размером 2×12 мкм, заполненные гранулированным секретом. Ядро размером 1—2 мкм с крупным ядрышком. Клеточный проток прободает базальную пластинку кишечной трубки, проходит между гастродермальными клетками

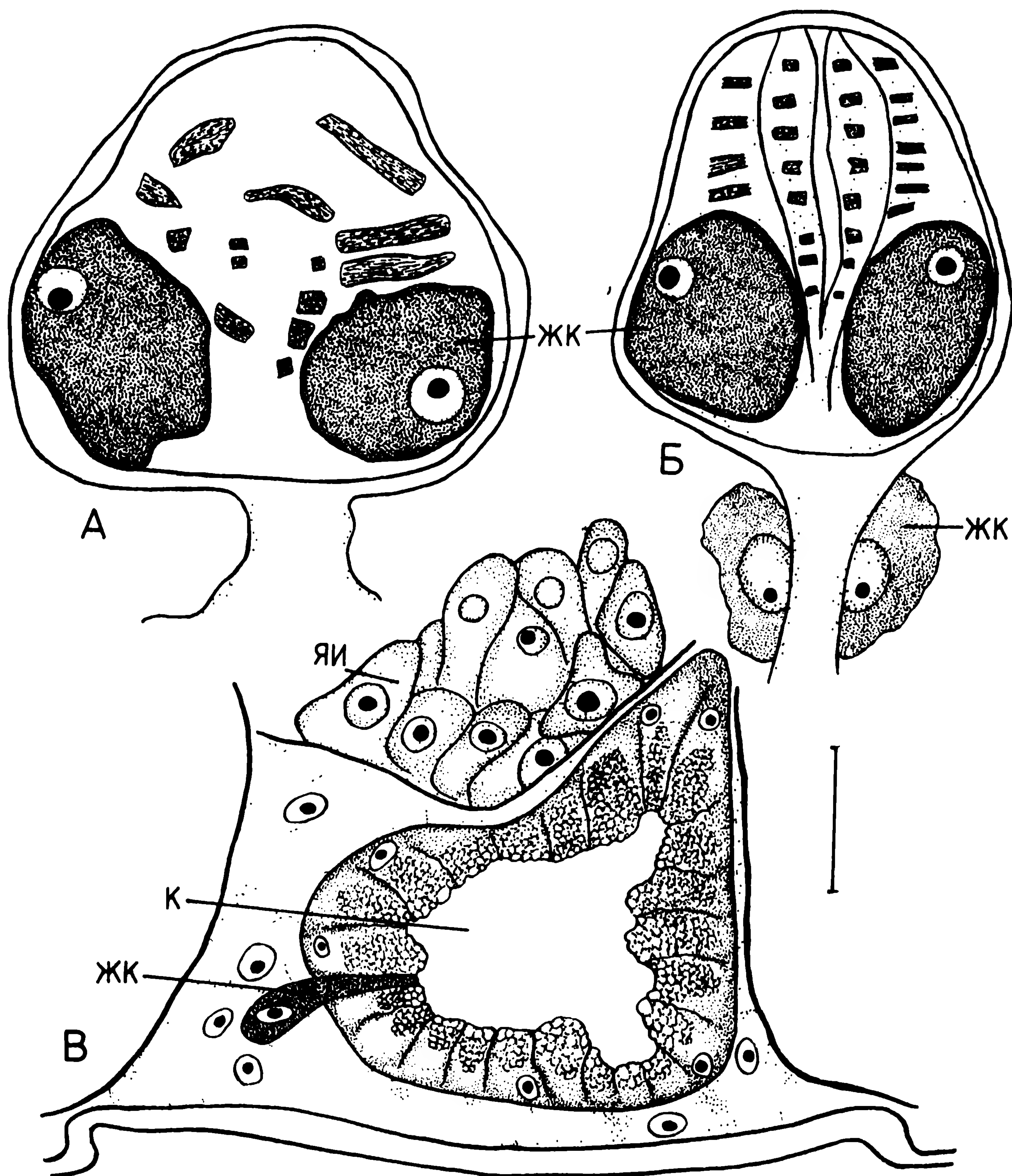


Рис. 7 Глотка и кишечник *Tetraonchus monenteron*.
А, Б продольные срезы глотки, *В* поперечный срез ветви кишки

и изливает свой секрет непосредственно в просвет кишечника (рис. 7, *В*). Гастродермальные клетки заполнены различными вакуолями и включениями.

Электронно-микроскопические исследования кишечных клеток *T monenteron*, напитанных кровью, показали, что вся клетка представляет собой гроздь вакуолей различной величины, самые крупные из которых занимают ее апикальный конец. В последних имеются небольшие включения в виде скрученных мембран и, по-видимому, липидные капли. По нашему мнению, в этих вакуолях аккумулируется переваренный субстрат. Вероятно, мелкие вакуоли, сливаясь,

образуют более крупные, а последние выбрасывают свое содержимое в просвет кишечника.

Заканчивая изложение оригинального материала, необходимо остановиться на общих для рассмотренных моногеней морфологических чертах.

Общий план строения пищеварительной системы довольно прост: глотка, короткий пищевод, кишечная трубка. Ротовое отверстие у всех исследованных видов направлено строго на вентральную сторону тела. У всех видов имеется глоточный карман, в котором глотка, по-видимому, закреплена проксимальным концом, что способствует сильному ее выдвижению из тела червя. Глотка всегда направлена на вентральную сторону тела. Иногда в различные фазы питания или в зависимости от давления покровного стекла она может быть направлена как несколько вперед, так и поворачиваться к заднему концу тела, что, по-видимому, связано со свободным ее положением в глоточном кармане.

На гистологических срезах в стенке глотки всех исследованных моногеней иногда заметны кольцевые мышцы, хорошо развитые радиальные мышечные волокна, а также кольцевые вокруг глоточного канала. У *D. chranilowi* на электронограммах в дополнение к гистологическим данным в стенке глотки обнаружен слой продольных мышц. У *Ancyrocephalus paradoxus* в стенке глотки имеются 2 слоя мышц — продольный и кольцевой — в дополнение к радиальным и кольцевым вокруг канала. Весьма вероятно, что и у других мелких низших моногеней в дальнейшем будут описаны подобные мышечные слои.

Глотка у всех исследованных видов имеет шесть внутриглоточных железистых клеток * Наличие шести резервуаров внутриглоточных желез на переднем конце глотки у *Ancyrocephalus paradoxus* указывает на наличие у этого вида также шести железистых клеток.

Внутриглоточные железы описаны для ряда видов диплозоин Е. Е. Корнаковой (1983), для *Enthobdella solea* и *Acanthocotyle* sp. Кирном (Kearn, 1963) и для *Enthobdella hippoglossi* (Halton, Jennings, 1965). Внутриглоточные железы *Tetraonchus monenteron* изливают свой секрет не на апикальном конце глотки, а, возможно, в передней трети глоточного канала, как это имеет место у диплозоонов (Корнакова, 1983). У исследованных дактилогирусов секрет внутриглоточных желез изливается, в отличие от *T monenteron*, на переднем конце глотки. У представителей рода *Pseudodactylogyrus*, наряду с 6 внутриглоточными железами, место излияния секрета которых неясно и которые расположены в задней трети глотки, имеются мелкие одноклеточные железы, изливающие свой секрет по ходу глоточного канала. Глотки исследованных видов нуждаются в дополнительных электронно-микроскопических исследованиях.

А. В. Успенская (1961) отмечает наличие гиалуронидазной активности в передней части тела *Dactylogyrus vastator*. Кирн (Kearn,

* У *D. extensus*, так же, как и других видов дактилогирусов, обнаружено 6 внутриглоточных желез и апикальная вакуоль у гастродермальных клеток (Герасев, 1977). В этой работе за железы, продуцирующие секрет переднего конца тела, приняты конечные резервуары протоков пищеводных желез.

1963) подробно описал питание *Enthobdella solea*. Черви выдвигают переднюю часть глотки из ротового отверстия и глоточными папиллами прижимаются к эпидермису рыбы. Под действием желез глотки целостность эпидермиса нарушается и образуется кашица из отдельных клеток, которая всасывается затем в глотку и кишечник. Весьма вероятно, что слущивание клеток эпидермиса хозяина осуществляется за счет гиалуронидазной активности секрета внутриглоточных желез. По нашим наблюдениям, у особей *D. extensus*, снятых с жабр и около суток находившихся в солонке, начинается разрушение глотки. Оно выражается в увеличении полостей, служащих разервуарами секрета внутриглоточных желез, и в уродливом изменении ее формы, т. е. идут процессы, сходные с автолизисом. Возможно, в этом случае также имеет место гиалуронидазная активность глоточных желез.

Экстрафарингиальных желез у исследованных видов не обнаружено.

У всех исследованных видов пищевод очень короток, плохо заметен на гистологических срезах, и клеток, его образующих, в большинстве случаев не обнаружено. По-видимому, он образован пластинкой и его строение требует дальнейшего изучения на электронном микроскопе. Однако у *Dactylogyrus tuba* он образован несколькими, а у *D. crucifer*, по которому также имеются некоторые материалы, двумя клетками. Е. Е. Корнакова (1983) у диплозоин обнаружила всего несколько клеток пищевода.

Во всех случаях имеются одноклеточные пищеводные железы. У крупных форм (*Ancyrocephalus paradoxus*, *Dactylogyrus robustus*) с кишечными ветвями, не сливающимися на заднем конце тела, эти железы многочисленны и мелки. У других видов происходит, по-видимому, олигомеризация этого типа железистых клеток. Их размеры увеличиваются, а число не превышает 10 (у представителей рода *Pseudodactylogyrus* их всего две с каждой стороны). Е. Е. Корнакова (1983) описала три типа железистых образований, связанных с началом кишечника, что, возможно, объясняется тем, что эти высшие могоненеи питаются кровью. У *Tetraonchus monenteron*, который также может питаться кровью, отмечены три типа желез, изливающих свой секрет в пищевод и кишечную трубку. А. В. Успенская (1962) указывает, что у этого вида так же, как и у облигатных гематофагов, в кишечнике происходит гемолиз эритроцитов, и в гастродермальную клетку поступает уже подготовленный для внутриклеточного пищеварения жидкий материал. Мы также не обнаружили у него эритроцитов в кишечнике.

Кишечник изученных видов может быть как вытянутой, мешковидной формы, так и делиться на 2 ветви после короткой непарной части перед половым атриумом, которые могут быть свободными на заднем конце тела или сливаться. Кишечник отделен базальной пластинкой от окружающих тканей и иногда у относительно крупных видов может быть окружен как продольными, так и поперечными мышечными волокнами.

Гастродермальные клетки у большинства исследованных видов низших моногеней имеют одну крупную апикальную вакуоль. Исключение составляет только *Tetraonchus monenteron*, у которого таких вакуолей несколько.

Кишечный эпителий изученных видов показывает как примитивные, так и специализированные черты (по Дробышевой и др., 1976). К последним можно отнести наличие базальной пластинки, отделяющей кишечные клетки от нижележащих тканей; развитие в некоторых случаях мышечной обкладки кишечника. К примитивным чертам можно отнести наличие крупной пищеварительной вакуоли; по-видимому, способность кишечной клетки к амебоидному движению в просвете кишки у *D. vastator*; некоторую рыхлость в расположении клеток, например у *D. robustus*. Способность кишечных клеток *D. vastator* иногда переходящего на питание кровью, к амебоидному движению и активному захвату негемолизированных эритроцитов (Успенская, 1961, 1962; Kollmann, 1970), является, по-видимому, либо исходной чертой для этого вида могоненей, либо это приспособление гастродермиса при переходе паразитов на не типичный пищевой субстрат.

Литературные данные по ультратонкому строению гастродермиса моногеней

Ультратонкому строению гастродермиса моногеней посвящено немного работ, в которых рассмотрено всего несколько видов: *Calicotyle kroyeri* (сем. Monocotylidae, отр. Monopisthocotylidea), *Diclidophora merlangi*, *Hexostoma euthynni* (подотр. Diclidophorinea, отр. Mazocraeidea), *Gotocotyle secunda* (подотр. Gastrocotylinea, отр. Mazocraeidea), *Protopolystoma xenopi*, *Polystomoides malai*, *P. asiaticus*, *P. renschi* (сем. Polystomatidae, отр. Polyopisthocotylidea) и *Euzetrema knoepffleri* (сем. Jagotrematidae, отр. Polyopisthocotylidea).

Еще в работе Гото (Goto, 1894) было отмечено, что моногенеи по строению гастродермиса подразделяются на две группы. У одних червей гастродермис получил наименование «прерывистого», так как клетки, его составляющие, отстоят друг от друга на некотором расстоянии и их цитоплазма заполнена многочисленными темно-коричневыми и черными гранулами (первый тип), а у других паразитов он назван «непрерывным» эпителием, так как состоит из прилегающих друг к другу гастродермальных клеток одного типа со слегка окрашивающейся цитоплазмой (второй тип)

Электронно-микроскопическое исследование кишечного эпителия *Calicotyle kroyeri* (Halton, Stranock, 1976), которая паразитирует в клоаке ската (*Raia clavata*) и питается исключительно эпидермисом и слизью хозяина, показало, что он состоит из одного типа клеток (рис. 8), прилегающих друг к другу (второй тип по Гото, 1894). Для них характерно большое число вакуолей. Наибольшая из них расположена в апикальной части клетки. Апикальная плазматическая мембрана гастродермальной клетки сильно складчатая и фор-

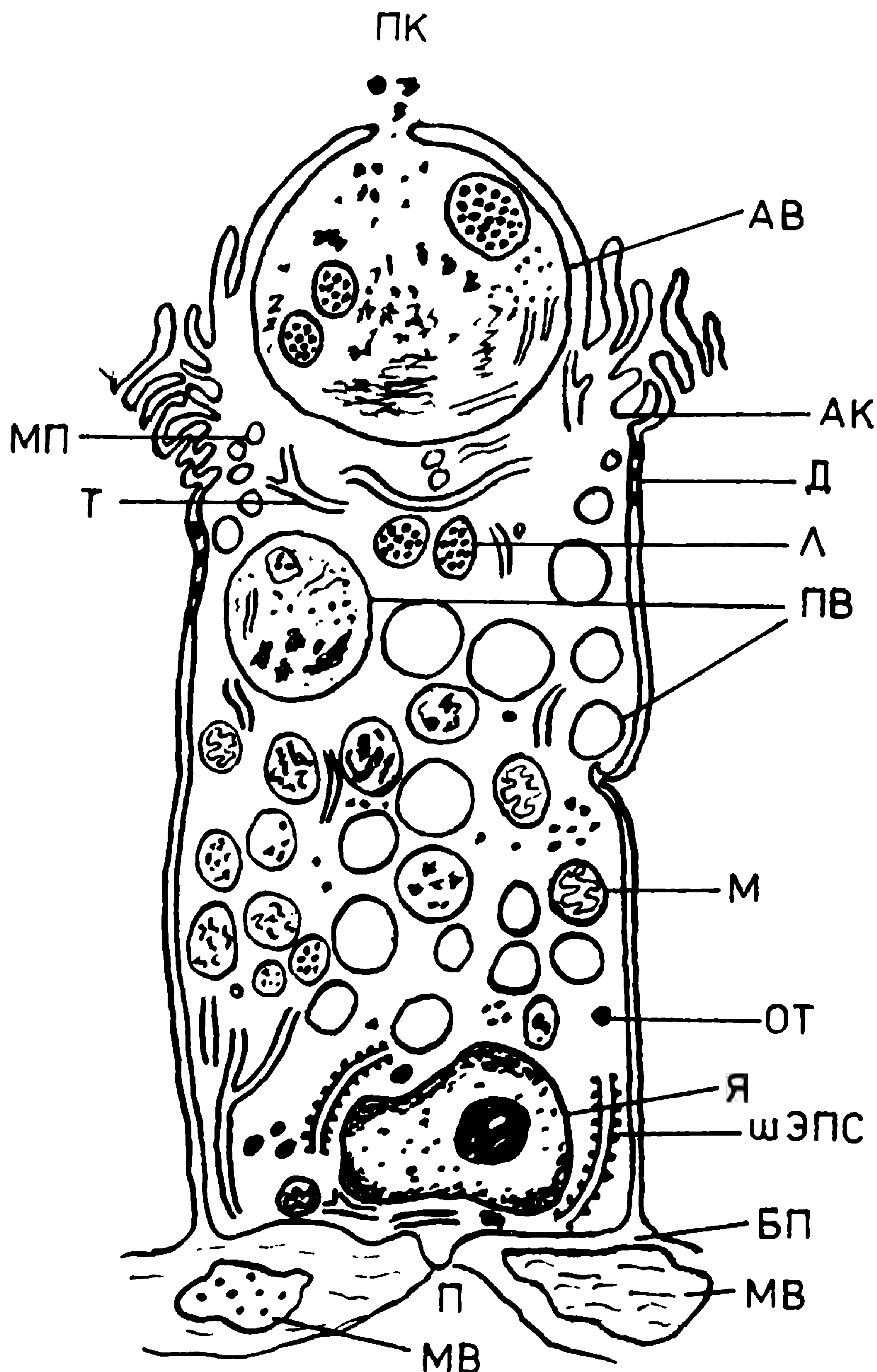


Рис. 8. Схема строения гастродермальной клетки *Calicotyle kroyeri* (по Halton et al., 1976).

мирует карманообразные впячивания. Небольшие расширения (апикальные трубочки) на концах этих впячиваний отшнуровываются и образуют пузырьки (гетеросомы) Эти пузырьки захватывают из просвета кишки питательные вещества, мигрируют в центр клетки, сливаются с лизосомами и образуют пищеварительную вакуоль. Гистохимическими исследованиями доказано, что содержимое вакуоли дает положительную реакцию на слизь эпителия клоаки хозяина. Описанная трубчатая система компенсирует, по мнению авторов, отсутствие свободной поверхности клетки, так как ее апикальная часть заполнена огромной пищеварительной вакуолью.

Авторы выделяют три стадии внутриклеточного переваривания пищи: поглощение низкомолекулярных веществ гастродермальной клеткой, переваривание внутри клетки и выброс непереваренных

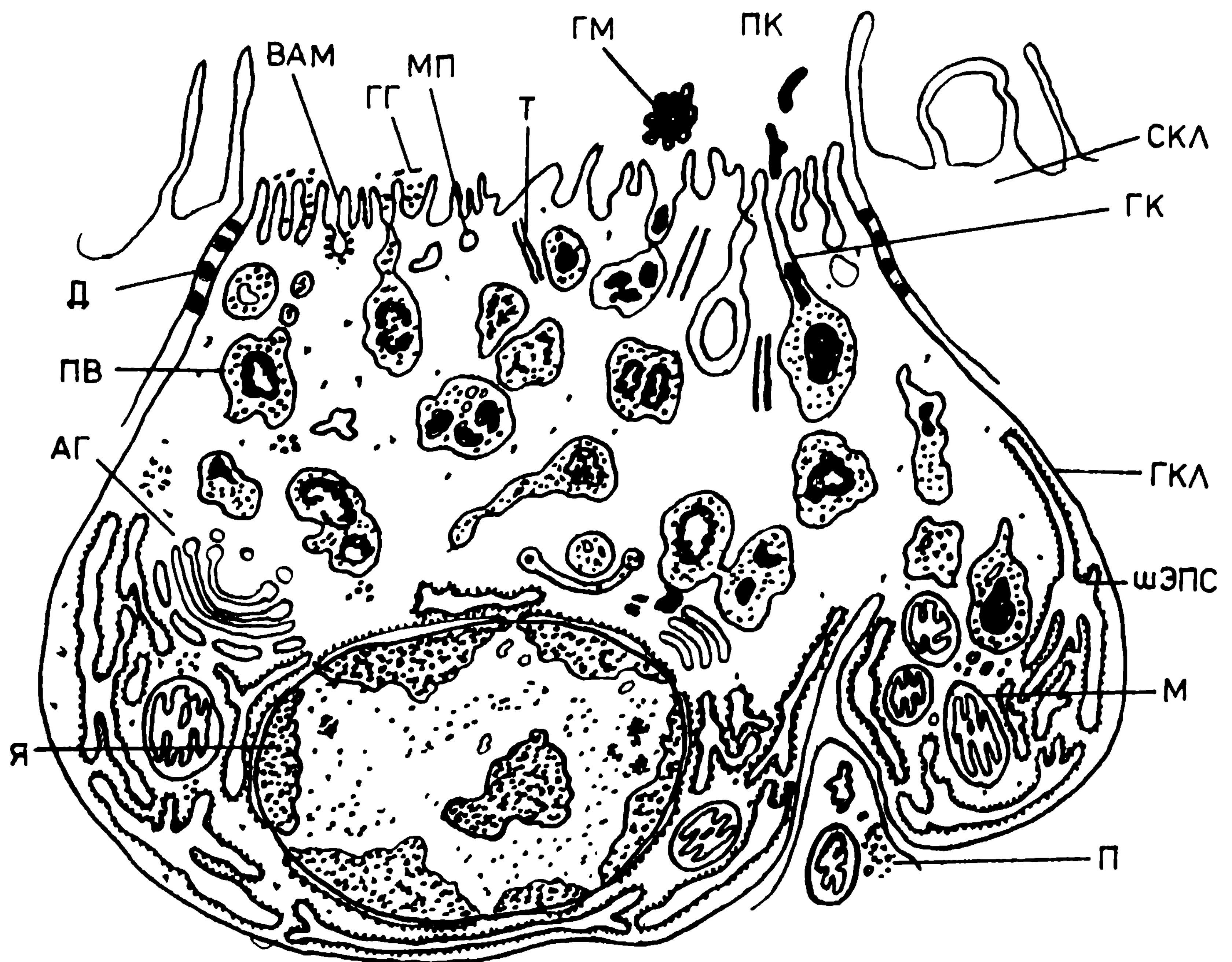


Рис. 9. Схема строения гематиновой клетки кишечника *Diclidophora merlangi* (по Halton, 1975)

остатков. Внутриклеточное пищеварение в вакуолях включает переваривание слизи и эпидермальных клеток хозяина, уже подвергшихся, по мнению авторов, воздействию гидролитических ферментов трубчатых каналов апикальных карманов. В результате переваривания образуется плотный остаточный материал внутри вакуолей, часть из которых группируется в базальной области клетки, большинство же мигрирует в апикальную часть и, сливаясь друг с другом, образуют одну крупную апикальную вакуоль с остаточным материалом и каплями жира. Непереваренные остатки периодически выбрасываются из нее в просвет кишки экзоцитозом. Авторы наблюдали небольшие недифференцированные клетки, за счет которых возможна замена старых клеток.

Теперь остановимся подробнее на ультратонком строении гастродермиса моногеней, питающихся в той или иной степени кровью. В литературе имеется несколько работ, посвященных описанию этих клеток. Халтон с соавторами (Halton, 1974, 1975, 1982; Halton, Morris, Dermott, 1968) провел электронно-микроскопическое исследование кишечного эпителия *Diclodophora merlangi*. Этот вид паразитирует на жабрах мерланга (*Merlangius merlangus*) и питается преимущественно кровью хозяина. Его кишечный эпителий состоит из двух типов клеток: пигментных гематиновых (рис. 9) и плоских соединительных. Соседние гематиновые клетки всегда отделены друг от друга и на них частично налегают плоские соединительные (первый тип гастродермиса по Гото, 1894)

Гематиновые клетки выпячиваются в просвет кишечника, что облегчает процесс пищеварения. Они сильно варьируют в размерах, обладая овальной или вытянутой формой. Просвет кишечника заполнен многочисленными выростами апикальной мембраны гематиновых клеток. Большая надъядерная часть клетки заполнена мелкими мембранными пузырьками, отшнурованными от каналов-выростов апикальной мембраны, и вакуолями с гематином. В базальной части клетки находится ядро. Клеточные границы соединительных клеток не обнаружены и, возможно, что последние существуют как синцитий. Апикальная мембрана этих клеток образует многочисленные, но неравномерно расположенные вдоль всего просвета кишки, выросты. Соединительный синцитий формирует плоскую сеть цитоплазмы, покрывающую всю кишечную стенку, и продырявленную верхушками гематиновых клеток. По-видимому, он может играть как опорную, так и защитную роль.

Процесс пищеварения у *D. merlangi* подразделяется на два этапа: полостной и внутриклеточный. Первый этап состоит в быстром гемолизе эритроцитов хозяина в полости кишечника. На втором в результате эндоцитоза образуются мембранные пузырьки, содержащие гемолизированную кровь, которые сливаются друг с другом и образуют вакуоли. Под действием ферментов аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума образуется нерастворимый продукт — гематин. Выведение его из клетки происходит через гематиновые каналы, в некоторых случаях с помощью отрыва части цитоплазмы клетки и, возможно, слущивания целой клетки.

Сходный гастродермис, состоящий из гематиновых и соединительных клеток, описан для *Hexostoma euthynni* и *Cotocotyle secunda* (Rohde, 1980).

В работе Тинслея (Tinsley, 1973) рассматривается ультратонкое строение гастродермиса *Protopolystoma xenopi*, относящейся к семейству Polystomatidae. Этот вид паразитирует в мочевом пузыре бесхвостой амфибии *Xenopus laevis* и питается кровью хозяина.

Гастродермис состоит из клеток двух типов (рис. 10). Клетки первого типа (гематиновые по Тинслею) имеют выросты апикальной мембраны и несколько крупных пищеварительных вакуолей в среднедистальной части клетки. Клетки второго типа — соединительные. Их апикальная мембрана не имеет выростов. Клеточные границы не обнаружены и автор считает их синцитием. По его мнению, последний выполняет опорную роль. У этого вида моногеней Тинслей описывает мощную «базальную пластинку», которая представляет собой синцитиальный слой, подстилающий гастродермальные клетки и отделяющий их от паренхимы (рис. 10). Его характерная черта — наличие большого числа митохондрий. Подобное образование не обнаружено ни у одного из видов моногеней и никак не комментируется самим автором.

Гемолизированная кровь с помощью эндоцитоза попадает в гематиновую клетку. В процессе внутриклеточного пищеварения образуется нерастворимый продукт — гематин. Аккумуляция последнего происходит в гематиновых вакуолях. Последние отрываются

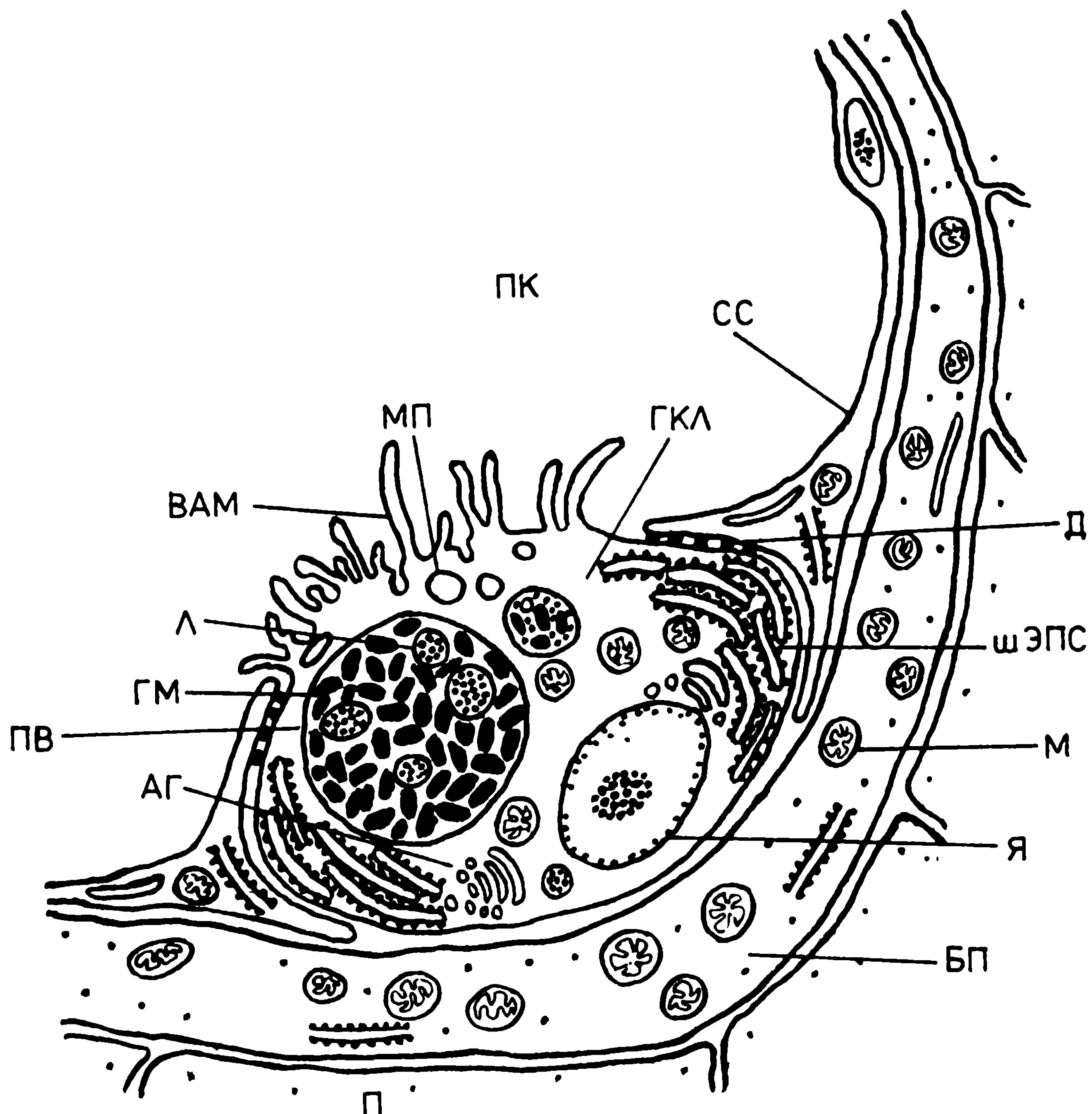


Рис. 10. Схема строения гастродермальных клеток *Protopolystoma xenopi* (по Tinsley, 1973).

от клетки с частью цитоплазмы и лежат в просвете кишечника.

Тинслей также отмечает некоторые изменения в морфологии гастродермиса в связи с ростом и развитием паразита. У молодых моногеней гематиновые клетки разбросаны по стенке кишечника и содержат одну вакуоль. У взрослых особей гематиновые клетки многочисленны, плотно упакованы и содержат несколько крупных вакуолей. Соединительный синцитий у молодых паразитов тонкий и сетеобразный. Он образует расширения, которые окружают хорошо отделенные друг от друга гематиновые клетки. У взрослых паразитов соединительный синцитий формирует узкие выросты между гематиновыми клетками. Автор предполагает, что замена последних происходит за счет нижележащих клеток паренхимы, хотя этот процесс не был им прослежен.

В работах Роде (Rohde, 1973, 1975) описано тонкое строение гастродермиса представителей семейства Polystomatidae: *Polystomoides malai*, *P. asiaticus*, *P renschi*. Они являются паразитами пресноводных черепах и, по его данным, питаются кровью. Первые два обитают в мочевом пузыре, а последний — в ротовой или глоточной полости. В строении кишечника этих видов различий не обнаружено.

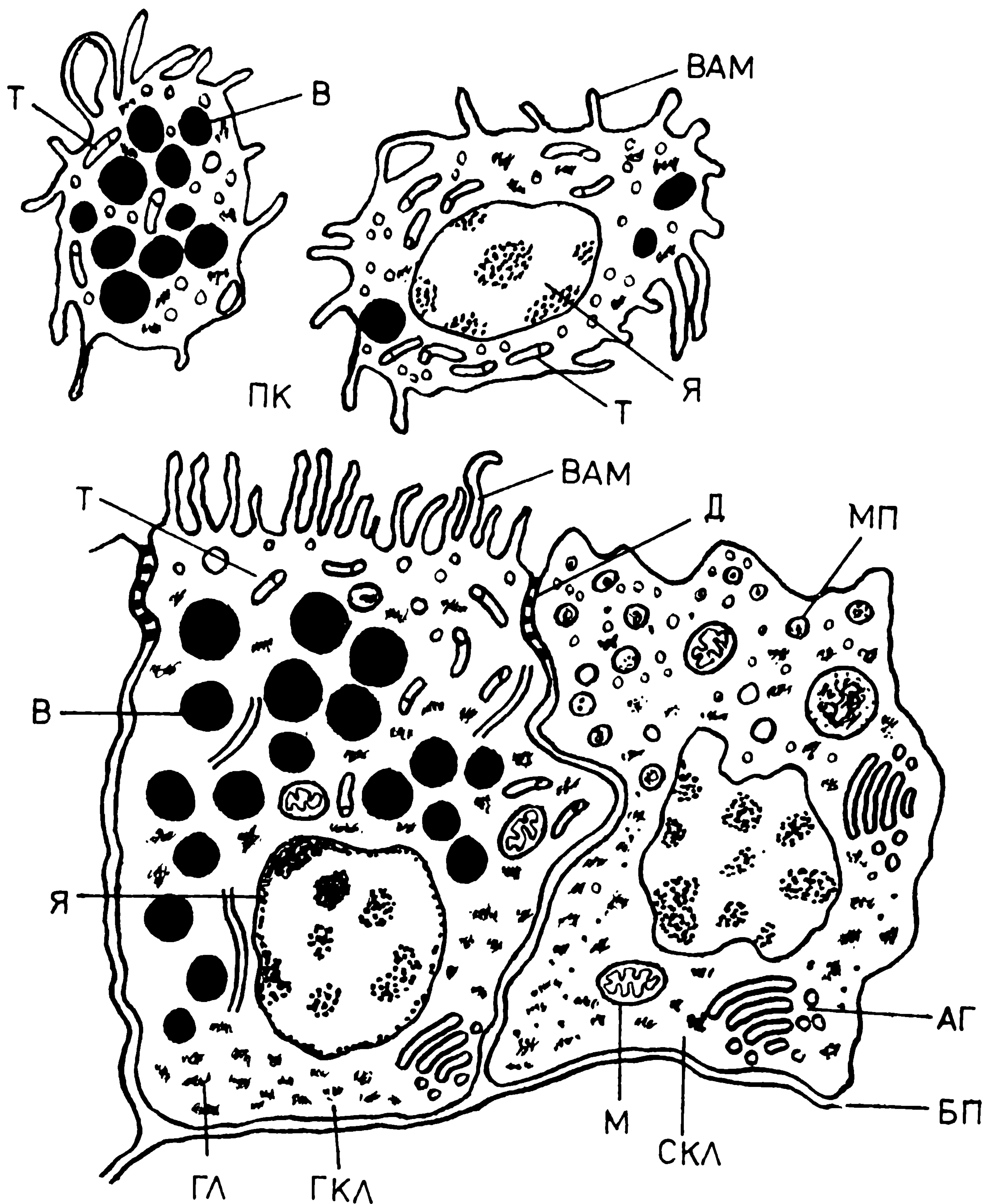


Рис. 11. Схема строения гастродермальных клеток, с обрывками гематиновых в просвете кишечника, у представителей рода *Polystomoides* (по Rohde, 1973).

Гастродермальный эпителий состоит из клеток двух типов (рис. 11). Апикальная часть клеток первого типа содержит многочисленные крупные вакуоли, заполненные гематином. Этот вид клеток обладает хорошо развитой системой трубочек, которые часто имеют расширения на своих концах. Поверхность гематиновых клеток имеет много выростов апикальной мембраны. Клетки второго типа не имеют этих выростов. У них нет трубчатых структур и гематиновых вакуолей. Апикальная часть клеток второго типа заполнена множеством мелких и средних размеров пузырьков, либо пустых, либо с гранулированным или электронноплотным содержимым. Иногда

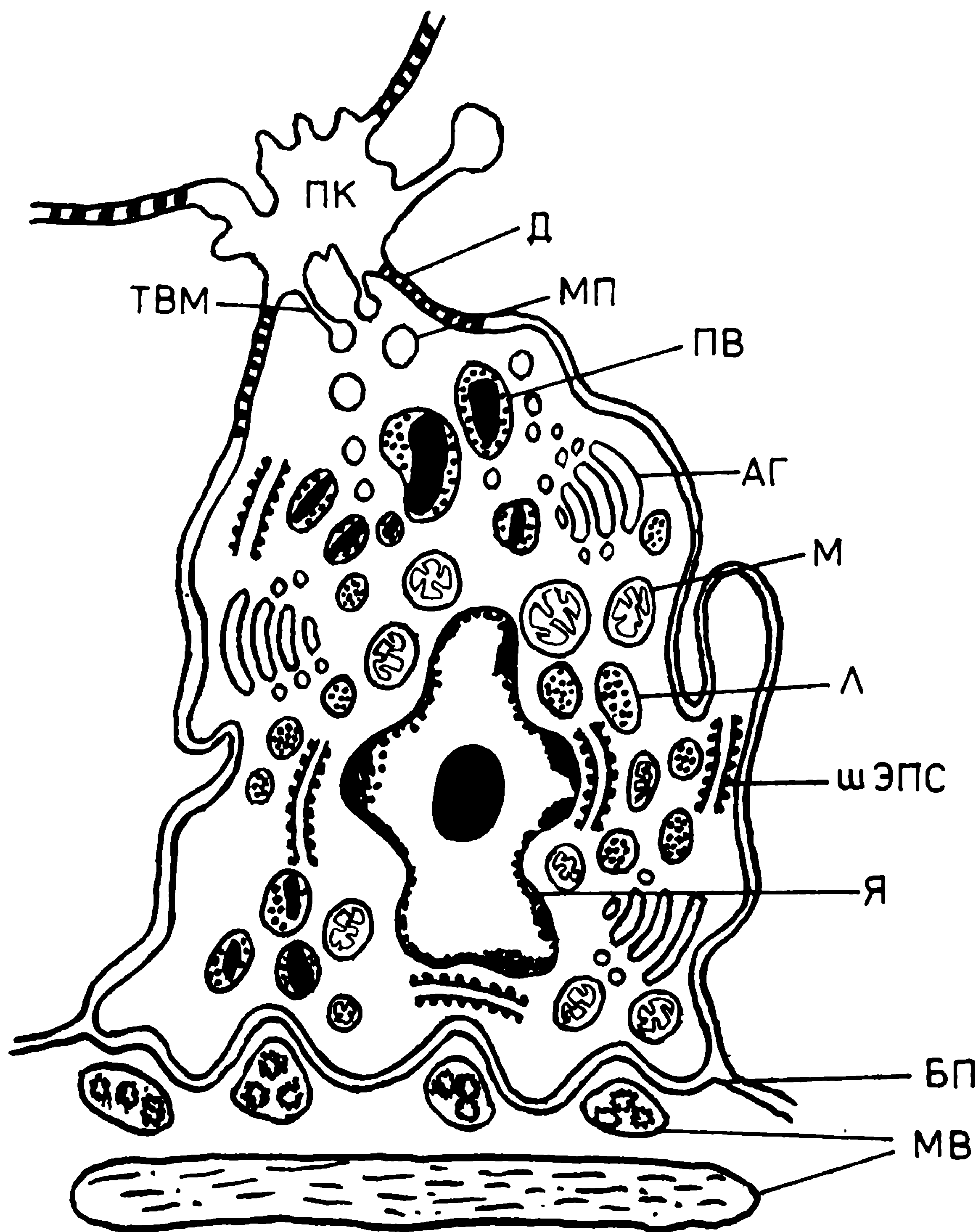


Рис. 12. Схема строения гастродермальной клетки в I фазе пищеварения *Euzetrema knoepffleri* (по Fournier, 1978).

попадаются крупные вакуоли, заполненные гранулами. Возможно, что эти клетки являются секреторными (Rohde, 1973).

Процесс пищеварения начинается также с гемолиза крови хозяина в просвете кишечника. Гемолизированная кровь поступает в гематиновые клетки, по-видимому, по системе трубочек апикальной части клетки. Конечный продукт переваривания — нерастворимый гематин, который аккумулируется в вакуолях. Выведение гематина из клетки происходит с помощью отрыва части цитоплазмы с вакуолями или целой клетки.

В работе Фурнье (Fournier, 1978) исследован паразит мочевого пузыря хвостатой амфибии *Euproctus montanus* — *Euzetrema knoepffleri*. По данным автора, этот вид наравне со слизью может питаться и кровью хозяина. Гастродермис этого паразита состоит из клеток одного типа (рис. 12) Их апикальная плазматическая мембрана образует трубчатые впячивания с расширениями на концах. Эти расширения отшнуровываются и образуют мембранные

пузырьки. Очень часто последние заполнены электронноплотным содержимым, соответствующим содержимому кишечника. В апикальной части клетки расположены относительно крупные пищеварительные вакуоли, заполненные гематином. У пищеварительных клеток автор отмечает две фазы активности. В первой фазе кишечные клетки вытянуты, плотно сомкнуты и занимают весь просвет кишечника (рис. 12). Апикальная мембрана образует впячивания, от которых отделяются мембранные пузырьки. Они мигрируют в цитоплазму и располагаются вблизи пищеварительных вакуолей. В дальнейшем имеет место слияние мембранных пузырьков и пищеварительных вакуолей. Во время второй фазы кишечная клетка прямоугольная и характеризуется большим количеством пищеварительных вакуолей в апикальной части, забитых остаточными телами. Выброс непереваренных остатков происходит при помощи отделения апикальной части клетки в просвет кишки. Разрушаясь, клетка высвобождает пищеварительные вакуоли, массу мембран, митохондрий и другого содержимого клетки. Среди гастродермальных клеток автор находит недифференцированные клетки, которые могут замещать разрушенные.

Обсуждение

Гастродермальные клетки, описанные на гистологическом уровне для ряда видов дактилогирусов, *Ancyrocephalus paradoxus* и *Pseudodactylogyrus* spp., очевидно, должны быть соотнесены с гастродермальными клетками, описанными у *Calicotyle kroyeri*. Этот тип эпителия свойствен червям, питающимся только слизью и эпителиями хозяев; их гастродермальные клетки несут крупную апикальную вакуоль. Последняя, по мнению Халтона и Странока (1976), является пищеварительной, но нам кажется, что ее правильнее обозначить как «выделительную», так как в ней не происходит пищеварения, а имеет место накопление остатков пищеварения и их выброс в просвет кишечника. Весьма вероятно, описанный гастродермис соответствует второму типу кишечного эпителия («непрерывному») по Гото (1894).

По литературным и нашим данным ряд видов низших моногеней могут переходить к факультативному питанию кровью. Случаи перехода этих моногеней к гематофагии не так уж редки, как это может показаться на первый взгляд. Так например, А. В. Успенская (1962) обнаружила кровь в кишечнике не только у *D. vastator* и *Tetraonchus monenteron*, но и у *Dactylogyrus extensus* * и *Ancylodiscoides* sp. А. С. Лутта (1940) указывает на питание кровью *Nitzschia sturionis*, а Гото (Goto, 1894) на наличие крови в кишечнике *Tristomum*. Весьма вероятно, что высокая патогенность *Dactylogyrus vastator* и *D. extensus* связана с питанием этих червей кровью рыб в определенные моменты их жизни или на определенных возрастных группах хозяев.

* Наши многолетние наблюдения над этим видом с карпа, сазана и карасей старших возрастов показали отсутствие крови рыб в пище червей.

По нашим данным при факультативном питании кровью у *Tetraonchus monenteron* в гастродермальной клетке происходит некоторое увеличение числа апикальных вакуолей без образования каких-либо трубочек и гематиновых вакуолей. По литературным данным у *Dactylogyrus vastator* (Успенская, 1961, 1962, Kollmann, 1970) гастродермальные клетки приобретают способность к амебоидному движению в просвете кишечника и фагоцитозу негемолизированных эритроцитов. Этот переход к питанию не свойственной для низших моногеней пищей — кровью приводит, как видно из этих примеров, к весьма различному строению и функциональным особенностям гастродермальных клеток. Очевидно, что исследование других факультативных гематофагов должно значительно расширить эту картину.

По литературным данным к питанию кровью в той или иной степени переходят и полистомиды * Однако и в этой группе моногеней, питающихся кровью, мы видим различную организацию кишечного эпителия, различные способы попадания в клетку гемолизированной крови и различные способы выведения гематина. У *Euzetrema knoepffleri* имеется всего один тип клеток — гематиновые; у *Polystomoides* spp. два — гематиновые и секреторные; у *Protopolystoma xenopi* — гематиновые и соединительные, а подстилает их своеобразный синцитиальный слой.

По наличию гематина в гастродермальной клетке можно построить следующий ряд: *Euzetrema—Protopolystoma—Polystomoides*. Если у *Protopolystoma* поступление пищи в клетку просходит с помощью эндоцитоза и трубчатые впячивания не обнаружены, то у *Euzetrema* — за счет образования пузырьков на концах трубчатых впячиваний, а у *Polystomoides* — по системе трубочек. Выброс гематина у *Protopolystoma* осуществляется с выделением всей гематиновой вакуоли с частью цитоплазмы, которая лежит в просвете кишечника целиком; у *Euzetrema* — с помощью отделения апикальной части клетки, а у *Polystomoides* — не только части клетки, но и всей клетки целиком.

Разнообразие в строении гастродермиса у полистомид может быть связано с независимостью и различным временем их перехода к питанию кровью.

Особый тип организации кишечного эпителия свойствен высшим моногенеям (отр. Mazocraeidea) — облигатным гематофагам, постоянно питающимся кровью. Их гастродермис представлен двумя типами клеток: гематиновыми и соединительными. Поступление гемолизированной крови в гематиновую клетку происходит с помощью образования пузырьков, отшнуровывающихся от каналов-выростов апикальной мембраны (см. рис. 9, *левая часть*), однако в апикаль-

---

* Тинслей (Tinsley, 1974), исследовав представителей родов *Polystomoides*, *Polystomoidella*, *Neopolystoma*, *Oculotrema*, приходит к выводу, что у них основной пищевой субстрат — эпителий и слизь, в отличие от *Protopolystoma xenopi*, которая питается кровью. Можно предположить, что у полистомид кровь является постоянным компонентом пищи, но не основным, либо же они переходят к питанию кровью в определенные моменты их жизни, т. е. питаются кровью периодически.

ной части клетки отмечены и трубочки. Выброс гематина осуществляется по гематиновым каналам (рис. 9, *правая часть*), в то же время предполагается, что его выделение возможно и с отторжением части или целой клетки в просвет кишечника. По-видимому, именно этот гастродермис может быть соотнесен с первым типом кишечного эпителия («прерывистым») по Гото (Goto, 1894). Весьма вероятно, что у всех высших моногеней, облигатных и, по-видимому, изначальных гематофагов, будут найдены 2 типа клеток — гематиновые и соединительные, как у *Diclidophora merlangi*, *Hexostoma euthynni*, *Gotocotyle secunda*. Подобные клетки описаны и для представителя низших моногеней полистомиды *Protopolystoma xenopi*. Но уже Тинслей (1973) находит некоторые отличия в строении гастродермиса у этого вида и *Diclidophora merlangi*. У первого вида протоплазматические отростки имеются только у гематиновых клеток и они отличаются по форме от таковых, имеющихся у гематиновых клеток *D. merlangi*. У *Protopolystoma xenopi* имеется несколько относительно больших вакуолей в гематиновой клетке, в отличие от многочисленных мелких пигментных вакуолей у *Diclidophora merlangi*. Более того, у этой полистомиды обнаружен мощный синцитиальный слой («базальная пластинка» по Тинслею), подстилающий кишечные клетки двух типов и заполненный большим числом митохондрий. Наличие же у представителей рода *Polystomoides* двух типов клеток — гематиновых и секреторных, а у *Euzetrema knoepffleri* — всего одного типа гастродермальных клеток не позволяет свести все разнообразие кишечных эпителиев у моногеней (высших и полистомид), питающихся кровью, к одному типу. Полистомиды и высшие моногенеи эволюционировали независимо и параллельно, и обе эти группы показывают весьма совершенные приспособления к питанию кровью. Так, у полистомид (*Polystomoides* spp.) имеются хорошо развитые трубочки, по которым в гематиновую клетку поступает гемолизированная кровь, а у высших моногеней в гематиновой клетке имеются гематиновые каналы — особые образования для вывода гематина.

Наличие у низших моногеней и, в частности, у полистомид, различных типов и соотношений гастродермальных клеток, по сравнению с устоявшимся и постоянным клеточным составом кишечного эпителия у высших моногеней, может быть объяснено «принципом морфологической радиации (или принципом исходного многообразия)» по Ю. В. Мамкаеву (1979, 1984). Становление гематофагии у низших моногеней показывает более разнообразную картину в строении гастродермиса, чем у исходных облигатных гематофагов — высших моногеней. Однако мы не хотели бы придавать этому морфофункциональному ряду филогенетического значения, так как низшие моногенеи и, в частности, полистомиды эволюционировали независимо и параллельно высшим моногенеям. Здесь в большей степени имеет место эволюция функции.

Таким образом, различное соотношение крови и эпителиев хозяина в пище червей, независимость и разное время их перехода к питанию кровью определяют разнообразие клеточного состава

кишечного эпителия у факультативных гематофагов (*Dactylogyrus vastator*, *Tetraonchus monenteron*); облигатных гематофагов, но питающихся кровью периодически — полистомид (*Euzetrema*, *Protopolystoma*, *Polystomoides*) и высших моногеней (*Diclidophora*, *Hexostoma*, *Gotocotyle*) — исходных облигатных гематофагов, питающихся кровью постоянно.

Одна из основных проблем макросистематики моногеней — положение полистомид, которых относят или к высшим, или к низшим моногенеям. Тонкое строение гастродермальных клеток полистомид, клеточный состав кишечного эпителия указывают на невозможность отнесения их к высшим моногенеям.

В то же время полистомид и высших моногеней сближает питание в той или иной степени кровью и наличие у обеих групп генито-интестинального и букко-эзофагиального каналов. Первый из них связан с выведением излишков половых продуктов (спермии, желточные клетки) в пищеварительную систему (Llewellyn, 1954) и может, по-видимому, возникать независимо как у турбеллярий, так и в разных группах моногеней. Здесь же нужно указать, что у Chimaericolidae, *Polystoma* и *Sphyranura* он связывает яйцевод с левой ветвью кишечника, а у высших моногеней — с правой (Baer, Euzet, 1961), что может свидетельствовать о независимом его происхождении у этих групп червей. Можно предположить, что букко-эзофагиальный канал возникает в связи с питанием кровью и служит для выведения из кишечника как избытка крови, так и непереваренных остатков, в частности гематина.

Весьма вероятно, что положение генито-интестинального канала и число краевых крючьев *— наиболее весомые и четкие диагностические признаки подклассов, которые могут быть дополнены различиями в строении гастродермиса. Однако последние, вероятно, в большей степени являются родовыми и надродовыми признаками, как это видно при сравнении гастродермиса у полистомид.

Первоочередной задачей в исследовании пищеварительной системы моногеней является описание тонкого строения гастродермальных и железистых клеток, связанных с пищеварением, у широкого круга моногеней, не питающихся кровью. Вторая весьма интересная с теоретической и практической точек зрения задача — исследование строения гастродермиса и пищеварительных желез, а также процессов пищеварения у низших моногеней — факультативных гематофагов.

ЛИТЕРАТУРА

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л., Наука, 1957, 509 с.

Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. Новые данные о постэмбриональном развитии некоторых представителей Monogenoidea.— Паразитология, 1975, т. 9, вып. 3, с. 209—219.

* По данным Б. Е. Быховского и Л. Ф. Нагибиной (1975) у Chimaericolidae 14—16 пар краевых крючьев, что сближает их с низшими моногенеями, и в частности, с полистомидами.

Герасев П. И. Морфология Dactylogyrus extensus (Monogenoidea, Dactylogyridae).— Зоол. журн., 1977, т. 65, вып. 12, с. 1757—1765.

Дробышева И. М., Мамкаев Ю. В., Маркосова Т Г. О гистологической организации пищеварительной системы турбеллярий.— В кн.: Эволюционная морфология беспозвоночных животных. Л., Наука, 1976, с. 15—17

Иоффе Б. И. Темноцефалиды, их морфология и филогения. Автореф. канд. дис. Л., 1982, 22 с.

Корнакова Е. Е. Строение передних отделов пищеварительной системы некоторых представителей диплозоин (Monogenea, Diplozoidae).— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, Л., 1983, т. 31, с. 95—107

Лутта А. С. О заражении Аральского шипа (Acipenser nudiventris) жаберным сосальщиком Nitzschia sturionis Abildg.— Тр. Лен. о-ва естествоиспытат., 1940, т. 68, вып. 4, с. 40—60.

Мамкаев Ю. В. Принцип морфологического многообразия как подход к расшифровке филогенетических связей.— В кн.: Состояние и перспективы развития морфологии. М., Наука, 1979, с. 376—377.

Мамкаев Ю. В. Морфология ресничных червей и становление организации многоклеточных. Автореф. докт. дис., Л., 1984, 41 с.

Успенская А. В. Влияние Dactylogyrus vastator Nybelin, 1924 (Monogenoidea, Dactylogyridae) на организм хозяина.— Зоол. жур., 1961, т. 40, вып. 1, с. 7—12.

Успенская А. В. О питании моногенетических сосальщиков.— ДАН СССР, 1962, т. 142, № 5, с. 1212—1215.

Baer J, G., Euzet L. Klasse des Monogenes.— Traite de Zoologie. P. v. 1961, IV, p. 243—325.

Fournier A. Euzetrema knoepffleri: evidence for a synchronous cycle of the gastrodermal activity and an apocrine-like release of the residues of digestion.— Parasitol., 1978, vol. 77, N 1, p. 19—26.

Goto S. Studies on the ectoparasitic trematodes of Japan.— Journ. Coll. Sci. Tokyo, 1894, vol. 8, p. 1—273.

Halton D. W Hemoglobin absorbtion in the gut of a monogenetic trematode, Diclidophora merlangi.— Journ. of Parasitol., 1974, vol. 60, N 1, p. 59—66.

Halton D. W Intracellular digestion and cellular defecation in a monogenean Diclidophora merlangi.— Parasitology, 1975, vol. 70, p. 331—340.

Halton D. W. *X*-ray microanalysis of pigment granules in the gut of Diclidophora merlangi (Monogenea).— Zeitschr. für Parasitenk., 1982, vol. 68, p. 113—115.

Halton D. W., Dermott E., Morris G. P. Electron microscope studies of Diclidophora merlangi (Monogenea: Polyopisthocotylea). I. Ultrastructure of the caecal epithelium.— J. of Parasitology, 1968, vol. 54, p. 909—916.

Halton D. W., Stranock S. D. The fine structure and histochemistry of the caecal epithelium of Calicotyle kroyeri (Monogenea: Monopisthocotylea).— Intern. J. Parasitol., 1976, vol. 6, p. 253—263.

Halton D. W Jennings J B. Observations on the nutrition of monogenetic trematodes.— Biol. Bull., 1965, vol. 129, N 2, p. 257—272.

Kearn G. C. Feeding in some monogenean skin parasites Entobdella solea on Solea solea and Acanthocotyle sp. on Raia clavata.— J. of the Marine Biol. Ass. U. K., 1963, vol. 43, p. 749—766.

Kollmann A. Dactylogyrus vastator N., 1924 (Trematoda, Monogenoidea) als Krankheitserreger auf den Kiemen des Karpfens.— Zeit. Fischerei, 1970, Bd. 18, S. 129—150.

Lambert A. Oncomiracidiums et phylogenese de Monogenea (Plathelminthes). Acad. Montpel., These, 1979, 133 p.

Llewellyn J. Observations on the food and the gut pigment of the Polyopisthocotylea (Trematoda: Monogenea).— Parasitology, 1954, vol. 44, N 3—4, p. 428—437.

Llewellyn J. Monogenea (Taxonomy, genetics and evolution of Parasites).— Second Intern. Congress of Parasit., 1970, p. 493—540.

Rohde K. Ultrastructure of the caecum of Polystomoides malayi Rohde and P. renschi Rohde (Monogenea: Polystromatidae).— Int. J. of Parasitol., 1973, vol. 3, p. 461—466.

Rohde K. Fine structure of the Monogenea, especially Polystomoides Ward.— Advances in Parasitology, 1975, vol. 13, p. 1—33.

Rohde K. Some aspects of the ultrastructure of Gotocotyle secunda and Hexostoma euthynni.— Angew. Parasitol., 1980, vol. 21, N 1, S. 32—48.

Tinsley R. C. Ultrastructural studies on the form and function of the gastrodermis of Protopolystoma xenopi (Monogenoidea, Polyopisthocotylea).— Biological Bull., 1973, vol. 144, p. 541—555.
Tinsley R. C. The gut ultrastructure of the Polystomatidae (Monogenea).— Parasitology, 1974, vol. 69, N 2, p. II—III.

SOME PECULIARITIES OF THE STRUCTURE OF THE DIGESTIVE SYSTEM OF THE MONOGENEANS

P. I. Gerasev, L. A. Junchis

SUMMARY

In several species of lower monogeneans, which don't feed on blood, pharingial and esophagial glands have been noted. Gastrodermal cells of these kinds have a big vacuol. In *Tetraonchus monenteron*, which is a facultative blood eater, aditional specialyzed secretional cells were found adjoining the intestine. In the gastrodermal cells of this species there are several big apical vacuols. Published and original data on the structure of Monogenea gastrodermis in connection with food (blood or host epidermis and mucus) are discussed. Differences of gastrodermis structure of Polystomidae and higher Monogenea show that these groups cant be united in one taxon.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ТЕГУМЕНТА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ДВУХ СЕМЕЙСТВ ТРЕМАТОД ALLASSOGONOPORIDAE И LECITHODENDRIIDAE (PLAGIORCHIIDA)

И. М. Подвязная

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В литературе неоднократно обсуждался вопрос о роли тегумента в питании гермафродитного поколения трематод (Threadgold, 1963; Гинецинская, 1968; Parkening, Johnson, 1969; Хотеновский, 1972; Полякова-Кръстева и др., 1977 и др.). Участие тегумента в поглощении питательных веществ признается большинством исследователей, однако имеющийся фактический материал по тонкому строению, биохимии, авторадиографии не позволяет пока определить ни степень этого участия, ни способ поглощения веществ тегументом.

У некоторых высших трематод, таких как Lecithodendriidae, Pleurogenidae, Microphallidae и др., наблюдается тенденция к редукции пищеварительной системы на стадии мариты (Гинецинская, 1968; Скрябин, 1970; 1974; Хотеновский, 1972). Вопрос о характере питания в этом случае приобретает особое значение. Т. А. Гинецинская уже высказывала мнение, что поступление пищевых веществ через тегумент, возможно, становится главным способом питания у этих червей. В пользу такого предположения говорит и локализация трематод семейств Lecithodendriidae, Anenterotrematidae, а также некоторых представителей Pleurogenidae в складках слизистой передне-средней части кишечника летучих мышей, т. е. там, где обеспечивается контакт всей поверхности тела червей с полупереваренной пищей хозяина. И. А. Хотеновский (1972) предполагает, что переход к питанию через покровы гермафродитным поколением трематод Lecithodendriidae и Anenterotrematidae должен был повлечь за собой морфологическую перестройку их тегумента, например, появление каких-либо особенностей строения, сравнимых с «щеточной каймой» у спороцист. Изучением этого вопроса, однако, никто не занимался.

Задачей настоящей работы является сравнительное изучение тонкого строения тегумента *Prosthodendrium* sp. и *Allassogonoporus amphoraeformis*. Первый вид представляет сем. Lecithodendriidae и характеризуется значительной редукцией кишечника, ветви которого едва достигают брюшной присоски. *A. amphoraeformis* относится к близкородственному семейству Allassogonoporidae. Кишечные ветви у этой трематоды развиты лучше и оканчиваются в задней

трети тела. Оба вида имеют сходное место обитания ворсинки передней части кишечника летучих мышей.

Материал и методы

Prosthodendrium sp. * и *Allassogonoporus amphoraeformis* были собраны из передней части кишечника летучих мышей *Myotis brandtii* Eversmann в Воронежском заповеднике летом 1983 г.**

Для изучения тонкого строения червей фиксировали двумя способами: 1) фиксация в 1% растворе OsO_4 на 0,1 *M* фосфатном буфере (*pH* 7,4) с добавлением *NaCl*, 1 ч при 4°; 2) фиксация в 2,5% растворе глутаральдегида на 0,1 *M* фосфатном буфере (*pH* 7,4) с *NaCl*, 3 ч при 4°, с последующей промывкой в том же буфере и постфиксацией в 1% растворе OsO_4 на 0,1 *M* фосфатном буфере (*pH* 7,4) с *NaCl*, 1 ч при 4°

Второй способ фиксации обеспечивает хорошую сохранность эндоплазматического ретикулума, гранулярного компонента цитоплазмы, содержимого ядер, но из-за излишней плотности цитоплазмы и межклеточного вещества не всегда удается проследить клеточные мембраны. Фиксация одним осмием, наоборот, сильно вымывает межклеточное вещество, однако при этом митохондрии, мембраны и клеточные контакты видны отчетливее. После фиксации червей промывали в нескольких сменах буфера, обезвоживали в спиртах возрастающей крепости и ацетоне и заливали в аралдит. Срезы, полученные на ультратоме *LKB*-III, контрастировали насыщенным водным раствором уранилацетата и цитратом свинца и просматривали на микроскопах Tesla BS-500 и JEM-100 CX.

Результаты

Тегумент Allassogonoporus amphoraeformis

Кожно-мускульный мешок *A. amphoraeformis* образован погруженным синцитиальным эпителием, подстилающей его волокнистой базальной пластинкой и тремя слоями мышц — продольных, кольцевых и еще раз продольных (рис. 1). Тегумент представляет собой тонкую цитоплазматическую пластинку толщиной 3—3,5 мкм. Его наружная мебрана имеет неправильно изогнутый гребневидный контур (рис. 10, 11, 12, *вклейка*). Складчатость апикальной поверхности усиливается местами сокращением подлежащих мышц. Матрикс тегумента в его апикальной зоне имеет несколько повышенную плотность.

Покровы *A. amphoraeformis* содержат часто расположенные массивные шипики прямоугольной формы, высотой 3,5—4 и шириной 2—2,5 мкм. Их наружный край несет 7—9 зубчиков высотой около

---

* Этот вид мы не смогли отнести ни к одному из описанных ранее видов *Prosthodendrium* и поэтому оставляем его пока как species.

** Пользуемся случаем выразить искреннюю благодарность сотрудникам Воронежского заповедника, особенно Б. В. Ромашову, за помощь в сборе материала.

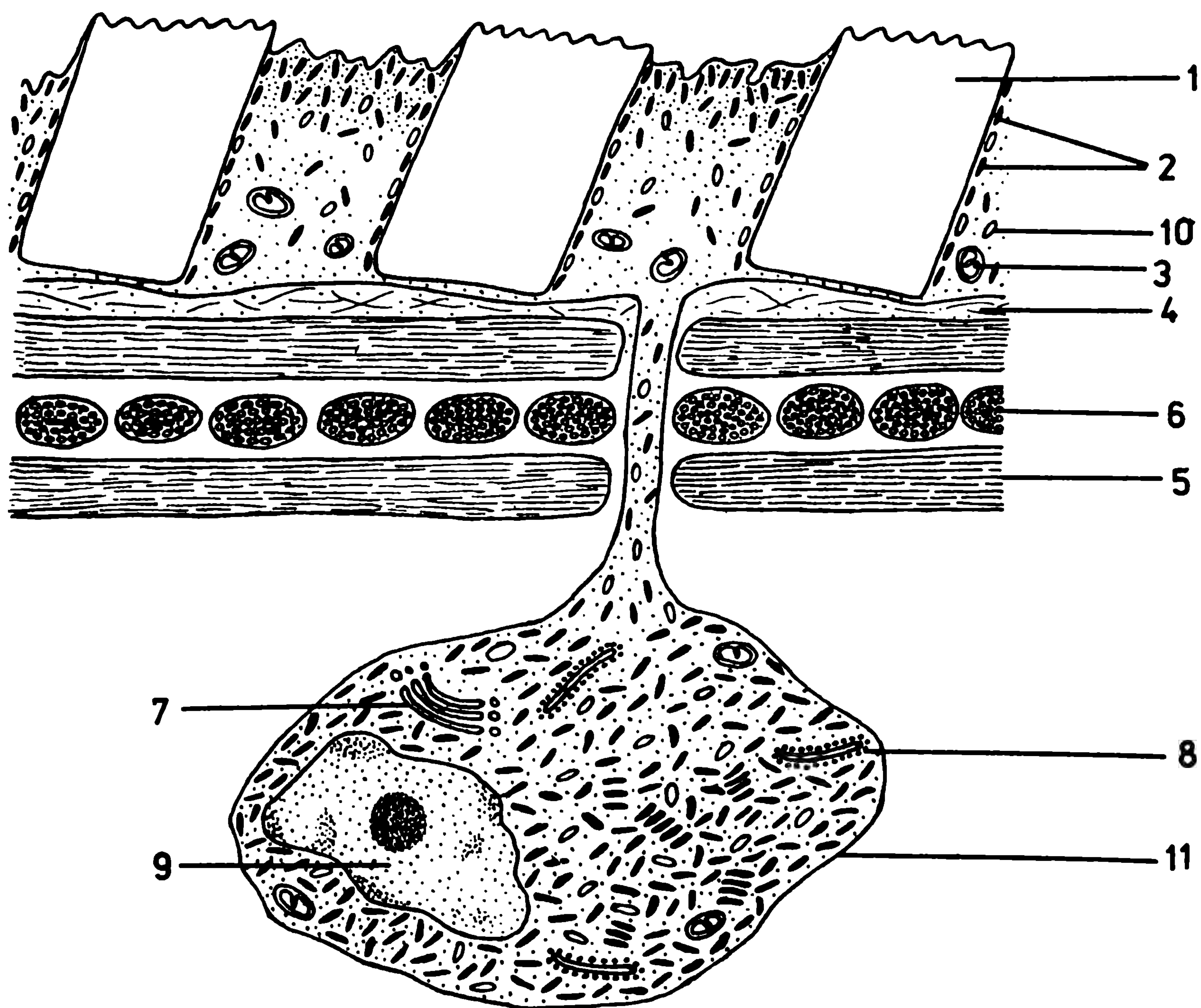


Рис. 1. Схема строения покровов *Allassogonoporus amphoraeformis*.
1 — шипик, *2* — дисковидные гранулы, *3* — митохондрии, *4* — базальная пластинка, *5* — кольцевые мышцы, *6* — продольные мышцы, *7* — аппарат Гольджи, *8* ЭПР, *9* — ядро цитона, *10* каплевидные гранулы, *11* цитон

0,2 мкм. Зубчатым краем шипики возвышаются над поверхностью тела, а их массивное основание упирается в базальную клеточную мембрану (рис. 1, 11, 13, *вклейка*). При любом способе фиксации материал шипика выглядит гомогенным.

Характерные для данного вида включения составляют два типа мелких секреторных гранул, различающихся по форме и электронной плотности. Более многочисленными являются электронноплотные дисковидные гранулы (0,15—0,2 мкм), окруженные цитоплазматической мембраной (последняя не всегда бывает видна) На срезах они выглядят палочковидными, гантелевидными, серповидными или кольцевидными, что объясняется двояковогнутой формой их диска (рис. 1, 10, 14, 15, 16, *вклейка*). Большинство их концентрируется в апикальной зоне тегумента, на некоторых участках они ориентированы перпендикулярно к поверхности тела. Характерно «выстраивание» дисковидных гранул вдоль краев шипика (рис. 1, 10, 12, *вклейка*). Реже встречается другой тип гранул — овальной, каплевидной формы с электронносветлым гомогенным содержимым, размером 0,1—0,15 мкм (рис. 1, 14, *вклейка*). Мелкие митохондрии с 3—5 кристами в небольшом количестве распределены в среднем и базальном слоях тегумента (рис. 1, 10, 12, *вклейка*)

Базальная клеточная мембрана эпителия сравнительно гладкая, не образует частых глубоких впячиваний, отмечавшихся у других

видов трематод. Местами она переходит в мембрану отростков цитонов, соединяющихся цитоплазматическими мостиками с тегументом (рис. 10, *вклейка*) Базальная пластинка — тонкая (0,2—0,4 мкм), состоит из редко расположенных фибрилл межклеточного вещества (рис. 1, 10, 11, 12, *вклейка*).

Цитоны представляют собой крупные клетки с многочисленными выростами, часть которых направлена в сторону тегумента. Отростки одних цитонов переплетаются с отростками других цитонов и паренхимных клеток, местами образуя зоны тесного контакта типа «tight-junction». Межклеточное вещество паренхимы представлено тонким фибриллярным слоем, окружающим клетки. Крупное лопастное ядро цитона с большим ядрышком и развитым гранулярным компонентом, что свидетельствует о его высокой синтетической активности (рис. 1, 15, *вклейка*). Цитоплазма содержит много свободных рибосом, редкие короткие цистерны шероховатого *ЭПР*, структуры, напоминающие аппарат Гольджи и мелкие митохондрии (рис. 15, *вклейка*). Бóльшую часть зрелого цитона и его отростков занимают дисковидные секреторные гранулы, среди которых встречаются пузырьки с зернистым гетерогенным содержимым (рис. 16, *вклейка*). Возможно, они являются этапом в формировании дисковидных гранул. Электронносветлый каплевидный секрет обнаруживается в тех же клетках в небольшом количестве. Цитоны *A. amphoraeformis* продуцируют оба типа секрета и различаются между собой только по его количеству, что говорит о разной степени их зрелости.

Тегумент Prosthodendrium sp.

Кожно-мускульный мешок *P* sp. образован, как и у *Allassogonoporus amphoraeformis*, тегументом, базальной пластинкой, тремя мышечными слоями и погруженными в паренхиму цитонами (рис. 2)

Синцитиальный эпителий покровов *Prosthodendrium* sp. представляет собой очень плотную цитоплазматическую пластинку толщиной около 2 мкм. Его наружная мембрана огибает верхушки тонких шипиков, а в промежутках между ними слабо изогнута (рис. 2, 3, *вклейка*). В результате мышечного сокращения складчатость эпителия может усиливаться, и на отдельных участках он утолщается. Гликокаликс наружной мембраны почти не выражен. Цитоплазматический матрикс тегумента у этого вида очень плотный, особенно в апикальной зоне (рис. 3, 4, *вклейка*). На больших увеличениях выявляется его зернистость. Вследствие высокой плотности цитоплазматической пластинки митохондрии удается увидеть только на материале, зафиксированном одним осмием. Они расположены в среднем и базальном слоях синцития (рис. 5, *вклейка*).

Так же, как у *Allassogonoporus amphoraeformis*, у данного вида в покровах находятся часто расположенные шипики, однако форма и структура у них иные. Шипики *Prosthodendrium* sp. имеют вытянутую палочковидную форму, около 2 мкм длиной, с расширенным (0,4 мк) тупым верхним концом, выступающим над поверхностью тела (рис. 2, 3, 6, *вклейка*). Их основание на срезах никогда не до-

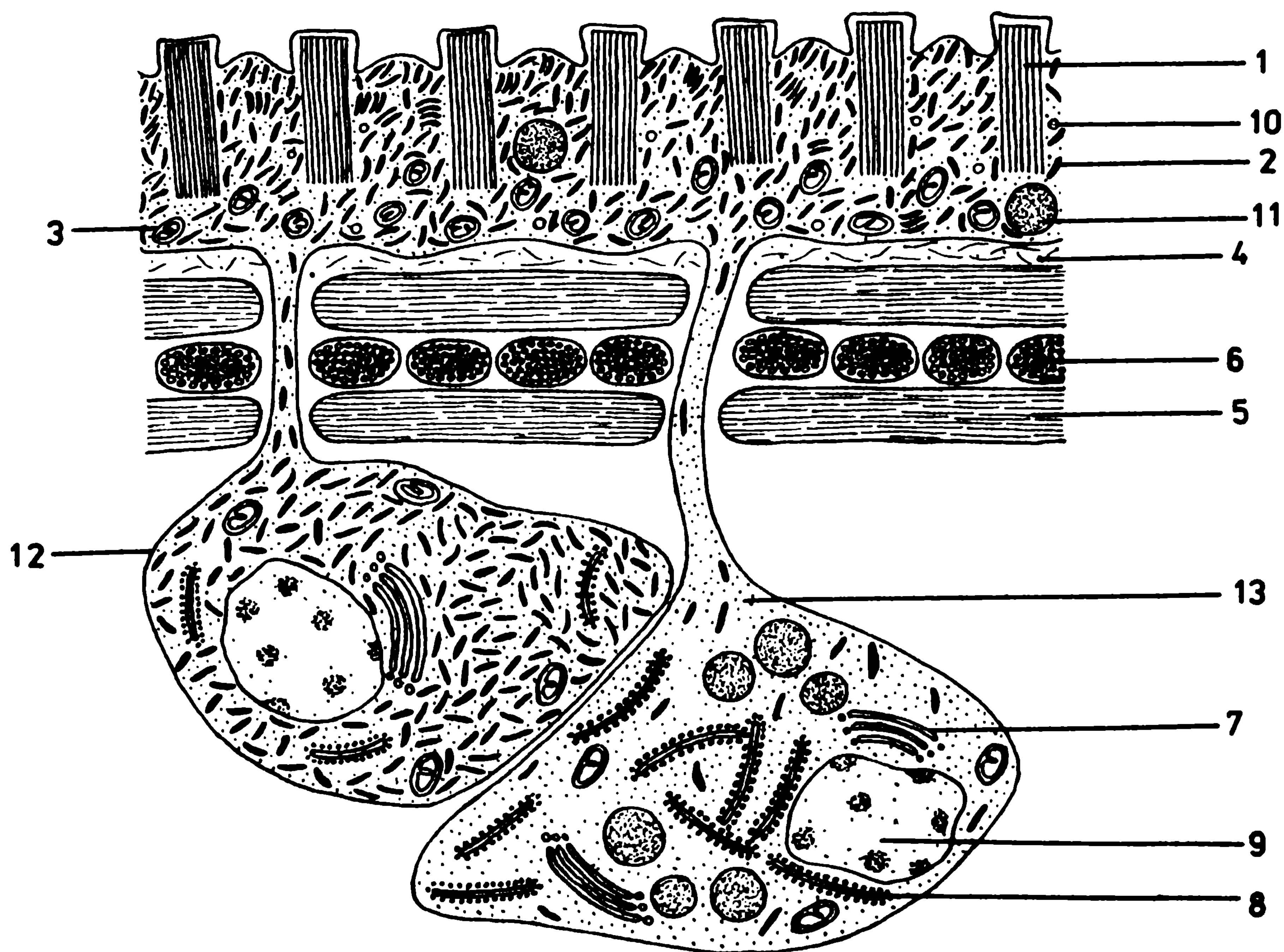


Рис. 2. Схема строения покровов *Prosthodendrium* sp.

1—9 — обозначения как на рис. 1; *10* овальные электронносветлые пузырьки, *11* круглые вкл *12* — зрелый цитон с одним типом секрета, *13* молодой цитон с двумя типами секрета.

ходит до базальной мембраны. Материал шипика на электронограммах имеет отчетливую продольную исчерченность, однако между веществом шипика и плотным матриксом тегумента нет такой резкой границы, как у вида *Allassogonoporus amphoraeformis* (рис. 6, *вклейка*).

Секреторные гранулы покровов *Prosthodendrium* sp. делятся на три типа. Больше всего в тегументе дисковидных электронноплотных гранул, окруженных мембраной (рис. 2, 3, *вклейка*). Они очень похожи на аналогичные по форме гранулы у *Allassogonoporus amphoraeformis*, но у *Prosthodendrium* sp. их больше и занимают они все слои тегумента, часто группируясь в плотные пакеты. На срезах эти гранулы, как и у *Allassogonoporus amphoraeformis*, палочковидной (0,20—0,25 мкм), серповидной или кольцевидной формы, но их электронноплотный материал может выглядеть как густозернистым, так и редкозернистым при одной и той же фиксации. Вероятно, существуют разные состояния дисковидных гранул, которые могут соответствовать различным стадиям их превращений. На срезах не всегда видна мембрана этих гранул, и тогда они имеют вид «тени», сливающейся с веществом матрикса.

Другой тип секреторных гранул составляют мелкие (0,1 мкм) овальные пузырьки с электронносветлым содержимым, по виду похожим на вещество цитоплазмы. Они встречаются сравнительно

редко (рис. 2). Крупные круглые включения (0,5—0,6 мкм), заполненные электронносветлым гомогенным материалом, являются третьим типом секрета покровов *Prosthodendrium* sp. (рис. 4, *вклейка*). Встречаются они одиночно или небольшими группами в среднем и базальном слоях тегумента.

На электронограммах базальная клеточная мембрана синцития, в отличие от наружной, прослеживается плохо, маскируясь плотным матриксом цитоплазмы, с одной стороны, и уплотненным субэпителиальным слоем базальной пластинки, с другой. Обычно на срезах она имеет мелковолнистый контур. Очевидных глубоких впячиваний базальной мембраны вглубь тегумента мы не наблюдали, хотя редкие круглые и продолговатые электронносветлые пузырьки в базальном слое эпителия могут быть срезами каналов впячиваний. Базальная пластинка представлена очень тонким (0,6—0,15 мкм) волокнистым слоем, сильно вымывающимся при фиксации (рис. 2).

Тегумент трематоды был просмотрен в передней и задней частях тела, с дорзальной и вентральной сторон. Ни по толщине синцития, ни по составу его секрета тегумент этих участков не различается. Можно лишь отметить, что в задней части тела дисковидных гранул в тегументе несколько больше, чем в передней, а круглых включений меньше.

Цитоны этого вида имеют крупные ядра с развитым ядрышковым аппаратом. Цитоплазма клеток содержит плоские цистерны хорошо развитого шероховатого *ЭПР*, свободные рибосомы, несколько аппаратов Гольджи и митохондрии (рис. 2, 8, 9, *вклейка*). Все эти органоиды создают мощный аппарат органического синтеза клетки. Мы обнаружили два типа цитонов, различающихся по составу секретируемых гранул. В одном случае субтегументные клетки содержат только секрет дисковидных гранул, количество которых может варьировать и зависит, очевидно, от стадии секреторного цикла клетки (эти гранулы, как и в тегументе, могут иметь плотно или рыхло упакованное содержимое). В другом случае в цитонах имеется два типа секрета — дисковидные гранулы и крупные круглые включения, причем первых в таких клетках обычно меньше по сравнению с цитонами первого типа (рис. 7, *вклейка*).

Обсуждение

Трематоды обладают большими адаптивными возможностями, которые проявляются у них не только на уровне органа, но и на тканевом (Чубрик, 1982) и, в особенности, на клеточном уровнях организации. Полифункциональный тегумент гермафродитного поколения трематод, в строении которого выявляется большой спектр разнообразия, является хорошей иллюстрацией этой пластичности. Усиление той или иной его функции в определенных условиях обитания проявляется в конкретных морфологических особенностях при наличии общей принципиальной схемы строения.

Одной из наиболее вариабельных структур тегумента является его апикальная мембрана. У *Paramphistomum microbothrium* (По-

лякова-Кръстева и др., 1977) и *Sanguinicola* sp. (Simon-Martin, Rojo-Vazguez, 1984) она образует слой микроворсинок; у рода *Schistosoma* — глубокие впячивания, из которых складывается система поверхностных каналов (Hockley, 1973); у таких видов как например, *Corrigia corrigia* (Panin, Fedoseenko, 1982) и *Prosthodendrium* sp. (по нашим материалам) наружная мембрана обладает сравнительно слабо изогнутым контуром. Шипики в тегументе марит могут быть развиты в разной степени, а могут и отсутствовать совсем, например, у *Eurytrema pancreaticum* (Нестеренко и др., 1983), *Halipegus ovocaudatus* (Kechemir, 1978) и др. Тегумент некоторых видов — *Corrigia corrigia*, *Gorgoderina* sp. (Burton, 1966), *Heamatoloechus medioplexus* (Burton, 1964) — содержит бо́льшое количество митохондрий; у рода *Schistosoma* их мало (Hockley, 1973); а у *Paramphistomum microbothrium* не обнаружено совсем. Секреторные гранулы в покровах гермафродитного поколения трематод имеются всегда, но размеры, форма и количество их могут сильно различаться у разных видов. Перечень этой вариабельности можно продолжить и по другим менее характерным признакам.

Многие авторы тонкое строение тегумента обсуждают с точки зрения его транспортной адсорбционной функции, которая в той или иной мере признается почти всеми, однако наличие этой функции доказывают по-разному. Например, у *Paramphistomum microbothrium* тегумент несет густой слой микроворсинок, которым обоснованно придается большое значение в поглощении питательных веществ (Полякова-Кръстева и др., 1977). Однако в покровах этого вида не обнаруживается митохондрий, а наличие, количество и локализация последних считается другими исследователями одним из важнейших показателей адсорбционной активности тегумента трематод с иной апикальной поверхностью (Burton, 1964; Shannon, Bogitch, 1971). Некоторые авторы подтверждением способности тегумента к поглощению веществ считают наличие в нем кислой фосфатазы (Полякова-Кръстева, и др., 1977), другие отрицают связь этого фермента с адсорбцией (Lumsden, 1975). Авторадиография тоже не дает однозначного ответа на вопрос о том, идет ли поглощение через тегумент, так как всегда остается опасение, что червь in vitro ведет себя не так, как в естественных условиях (Parkening, Johnson, 1969).

Предполагая на основании фрагментарных структурно-биохимических данных, что тегумент мариты участвует в поглощении питательных веществ, никто из названных авторов подробно не описывает механизм трансмембранного транспорта, который может быть представлен разными процессами: диффузией, пассивным транспортом (или облегченной диффузией) и активным транспортом через мембрану, в том числе пиноцитозом. Очевидно, что эти процессы требуют различных энергетических затрат, осуществляются при участии разных ферментных систем и в том случае, если они приобретают характер постоянной функции, могут определять различные морфологические особенности тегумента. Разноречивая аргументация в пользу всасывающей функции тегумента марит разных

видов трематод, вероятно, связана с тем, что поглощение покровами у этих видов происходит разными способами.

В целом поглощение питательных веществ тегументом не является, вероятно, основной его функцией у гермафродитного поколения трематод, а когда и имеет место, то только комплексное изучение тонкого строения, гистохимии, биохимии, включая авторадиографию, может разъяснить степень проявления этой функции в каждом конкретном случае.

Наш интерес к адсорбционной способности тегумента *Prosthodendrium* sp. и *Allassogonoporus amphoraeformis* определялся особенностями строения их пищеварительной системы. *Prosthodendrium* sp. по сравнению с *Allassogonoporus amphoraeformis* имеют сильно редуцированные кишечные ветви, что могло бы явиться у них предпосылкой к переходу к питанию преимущественно через покровы. У редий некоторых трематод прослежена корреляция между строением тегумента и степенью развития пищеварительной системы. У редий с хорошо развитым кишечником (например, дочерние и внучатые редии *Philophthalmus rhionica*) микроворсинки или гребни, как правило, имеют небольшие размеры и разбросаны по поверхности тела редко; у редий (материнские редии *Ph. rhionica* и дочерние редии *Metagonimus yokogawai*) с редуцированной пищеварительной системой поверхность тела образует сплошной губчатый слой, состоящий из густой сети анастомозирующих гребней (Синха, 1978). Наши данные по *Prosthodendrium* sp и *Allassogonoporus amphoraeformis* не позволяют провести такой аналогии с гермафродитным поколением трематод.

Тегумент этих видов в целом имеет довольно типичное строение и полностью укладывается в общую схему строения покровов мариты. Если рассматривать его в отношении функции поглощения, то в комплексе морфологических признаков ни у *Allassogonoporus amphoraeformis*, ни, в особенности, у *Prosthodendrium* sp. не обнаруживается усиления этой функции. Скорее наоборот, плотность цитоплазматической пластинки, сплошь заполненной дисковидными гранулами, слабо выраженная складчатость апикальной поверхности и базальной мембраны, говорят о преобладании барьерной функции тегумента. Локализация между ворсинками тонкого кишечника летучих мышей означает контакт не только с переваренной пищей хозяина, но и с его активными пищеварительными ферментами. Защита от последних является для червей, видимо, более важным моментом, чем питание через покровы. Мелкие размеры *Prosthodendrium* sp. позволяют, очевидно, обходиться коротким кишечником. Возможно, что глотка и пищевод также активно участвуют в поглощении. Вышеупомянутой особенностью тегумента данного вида является повышенная электронная плотность матрикса, особенно в его дистальной части. Подобное уплотнение цитоплазматической пластинки наблюдалось у других трематод, в норме имеющих матрикс средней электронной плотности, но помещенных в неблагоприятные условия (Hockley, Smithers, 1970; Wilson, Barnes, 1974; Shaw, Erasmus, 1977). Хоул и Митчел (Hoole, Mitchell, 1983) также отмечали

временное повышение электронной плотности безъядерного слоя ювенильных форм мариты *Gorgoderina vitalliloba* в период миграции червей к окончательному месту паразитирования. Все авторы трактуют подобное явление как защитную реакцию тегумента на неблагоприятные условия среды. Эти данные согласуются с нашим предположением об усилении барьерной функции покровов у рассмотренного вида.

В литературе имеется несколько точек зрения на функцию дисковидных или подобных им гранул. Большинство исследователей придерживается мнения, что секрет этих гранул выбрасывается наружу по типу рабдитов у турбеллярий и образует вещество гликокаликса (Harris, Cheng, 1974; Shannon, Bogitsh, 1971; Hanna, 1977 и др.). Некоторые авторы считают, что дисковидные гранулы пополняют вещество матрикса тегумента (Hockley, 1973; Wilson, Barnes, 1974; Hoole, Mitchell, 1983). Мы присоединяемся к последнему мнению, учитывая, с одной стороны, обилие этого секрета у *Prosthodendrium* sp. и интенсивность его синтеза в цитонах, а с другой стороны, высокую плотность матрикса тегумента у этого вида. Описанная нами продольная исчерченность материала шипиков на электронограммах отмечена и у других трематод, и трактовалась авторами как «кристаллоидная» структура. Шипики *Prosthodendrium* sp. частично редуцированы: они тонкие, укороченные, плохо приспособлены к выполнению механической функции. Учитывая большое сходство в организации материала шипиков у данного вида с еще более сильно редуцированными шипиками у *Leucochloridiomorpha constantiae* (Harris, Cheng, 1974), можно высказать предположение, что подобная их организация связана с процессом редукции шипика и с утратой им механической функции.

Совершенно иное строение имеют аналогичные структуры у *Allassogonoporus amphoraeformis*. В этом случае шипики массивные, имеют зубчатый верхний край и широкое основание, упирающееся в базальную мембрану. Их механическая функция очевидна. Материал шипика на электронограммах выглядит плотным, гомогенным, он всегда имеет четкую границу с матриксом тегумента.

Несмотря на приведенные различия, тегумент обоих видов по многим признакам очень похож. Это сходство является следствием одинаковых условий обитания червей и эволюционной близости семейств Lecithodendriidae и Allassogonoporidae.

Автор выражает глубокую благодарность А. А. Добровольскому за ценные советы при написании данной статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Гинецинская Т. А. Трематоды — их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., Наука, 1968. 411 с.

Нестеренко Л. Т., Гулинска Д., Федосеенко В. М. Тонкая структура тегумента трематоды Eurytrema pancreaticum (с. Dicrocoeliidae).— Изв. АН КазССР, сер. биол., 1983, № 3, с. 29—34.

Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. М.—Л., изд. АН СССР, 1970, т. 23, с. 139—146.

Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. М.—Л. изд. АН СССР, 1974, т. 25, с. 248—262.

Синха Б. К. Строение покровов и пищеварительной системы мирацидия и редий Philophtalmus rhionica Tichomirov и Metagonimus yokogawai Katsurada. Автореф. канд. дис. Л., 1978, 16 с.

Хотеновский И. А. Об эволюции трематод летучих мышей.— Паразитология, 1972, т. 6, вып. 1, с. 79—82.

Чубрик Г К. Морфофункциональное приспособление у гермафродитного поколения трематод к паразитическому образу жизни в окончательных хозяевах.— Паразитология, 1982, т. 16, вып. 1, с. 53—61.

Burton P. R. The ultrastructure of the integument of the frog lung fluke Heamatoloechus medioplexus (Trematoda: Plagiorchiida).— Journ. of Morphology, 1964, vol. 115, p. 305—318.

Burton P. R. The ultrastructure of the integument of the frog bladder fluke, Gorgoderina sp.— Journ. of Parasitol., 1966, vol. 52, p. 926—934.

Hanna R. Electron microscope autoradiographic studies on the tegument of Fasciola hepatica.— Parasitology, 1977, vol. 75, N 2, p. III.

Harris K. R. Cheng T S., Cali A. An electron microscope study of the tegument of the metacercaria and adult of Leucochloridiomorpha constantiae.— Parasitology, 1974, vol. 68, N 1, p. 57—67.

Hockley D. I Ultrastructure of the tegument of Schistosoma.— Adv. Parasitol., 1973, vol. 11, p. 233—305.

Hockley D. I., Smithers S. R. Damage to adult Schistosoma mansoni after transfer to a hyperimmune host.— Parasitology, 1970, vol. 61, p. 95—100.

Hoole D., Mitchell J. B. Gorgoderina vitelliloba: an ultrastructural study on the develepement of the tegument from metacercaria to the adult fluke.— Parasitology, 1983, vol. 86, N 2, p. 323—333.

Kechemir N. Evolution ultrastructurale du tegument d'Halipegus ovocaudatus Vulpian 1858 au cours de son cycle biologique.— Z. Parasitenk., 1974, vol. 37, p. 267—339.

Lumsden R. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths.— Exp. Parasitol., 1974, vol. 37, p. 267—339.

Panin V Ja., Fedoseenko V M. Electron microscopical studies of the tegument of Corrigia corrigia.— Folia parasitol., 1982, vol. 29, N 4, p. 327—331.

Parkening T A., Johnson A. D. Glucose uptake in Haematoloechus medioplexus and Gorgoderina trematodes.— Exp. Parasitol., 1969, vol. 25, p. 358—367.

Полякова-Кръстева О., Камбуров П., Горчилова Л., Филчева З. К вопросу об ультраструктурной, гистохимической, ферментно-гистохимической характеристике тегумента Paramphistomum microbotrium.— Хелминтология, 1977, кн. 3. с. 81—96.

Shannon W A., Bogitsh B. I. Megalodiscus temperatus: comparative radioautography of glucose-H^3 and galactose-H^3 incorporation.— Exp. Parasitol., 1971, vol. 29, N 2, p. 309—319.

Shaw I. R., Erasmus D A. Schistosoma mansoni: differential cell death associated with in vitro culture and treatment with Astiban (Roche).— Parasitology, 1977, vol. 75, p. 101—109.

Simon-Martin F., Rojo-Vazquez F Scanning electron microscope study of mature and immature worms of a Sanguinicola sp. (Digenea: Sanguinicolidae).— Ann. parasitol. hum. et comp., 1984, vol. 59, N 4, p. 353—360.

Threadgold L. T The tegument and associated structures of Fasciola hepatica.— Quart. Journ. Micr. Sci., 1963, vol. 104, N 4, p. 505—512.

Wilson R. A., Barnes P. E. The tegument of Schistosoma mansoni: observations on the formation, structure and composition of cytoplasmic inclusions in relation to tegument function.— Parasitology, 1974, vol. 68, p. 239—258.

SURFACE ULTRASTRUCTURE OF TWO SPECIES OF ALLASSOGONOPORIDAE AND LECITHODENDRIIDAE (TREMATODA, PLAGIORCHIIDA)

I. M. Podvyaznaya

SUMMARY

The fine structure of two adult flukes from bats — *Prosthodendrium* sp. (Lecithodendriidae) and *Allassogonoporus amphoraeformis* (Allassogonoporidae) has been studied. Though there are some differencies between these species, such as the structure of spines, the type of secret ets., their tegument has much in common and corresponds to the classical scheme of the structure of the insunk epithelium of marita. Such similarity may be explained by close evolutionary position of both families and by common localisation as well. It is supposed that the protective function of tegument of both species is the chief one.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

ЦЕСТОДЫ ЧАЕК (LARUS) КУРШСКОЙ КОСЫ

А. К. Галкин

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Материал, лежащий в основе исследования, был собран паразитологической экспедицией Зоологического института АН СССР, которая работала в 1956—1959 гг на базе биологической станции ЗИН АН СССР в пос. Рыбачий на Куршской косе Балтийского моря (Калининградская обл.) К настоящему времени опубликованы результаты исследований по трематодам (Быховская-Павловская, 1974) и нематодам птиц Куршской косы (Йыгис, 1974), а также по цестодам сухопутных птиц — представителям отрядов воробьиных, дятлообразных и стрижеобразных (Галкин, 1980, 1981, 1982, 1983).

В круг обследованных птиц входили и обитатели водных биотопов, в том числе — чайковые (отряд ржанкообразные Charadriiformes, подотряд Lari, семейство Laridae). В 1957—59 гг. было обследовано 4 вида чаек (подсемейство Larinae, род *Larus*): обыкновенная, или озерная (*L. ridibundus*) — 41 экз., клуша (*L. fuscus*) — 12 экз., сизая (*L. canus*) — 9 экз. и серебристая (*L. argentatus*) — 1 экз. Все 4 вида оказались зараженными цестодами. Обнаружено 11 видов цестод, относящихся к 3 отрядам: Pseudophyllidea (1 вид), Tetrabothridea (1 вид) и Cyclophyllidea (9 видов). Тотальные препараты ленточных червей, окрашенные квасцовым кармином, исследованы при помощи микроскопа Amplival на увеличениях до $100^{x} \times 20^{x}$ Рисунки выполнены с использованием рисовального аппарата РА-1.

Систематическая часть

Отряд Pseudophyllidea Carus, 1863.
Семейство Ligulidae Claus, 1868, emend. Dubinina, 1959.
1. *Ligula intestinalis* (L. 1758).

Хозяева чайка обыкновенная (у 1 взрослой 13 V 1957 г.— 1 экз.; у 2 первогодков 23 VII и 3 VIII 1957 г.— 3 экз.), клуша (у 1 взрослой 20 VII 1957 г.— 1 экз.).

Локализация передняя и средняя часть тонкого кишечника.

Распространенный паразит чайковых и других рыбоядных птиц. Плероцеркоиды развиваются в полости тела многих карповых (Дубинина, 1966).

Отряд Tetrabothridea Baer, 1954
Семейство Tetrabothriidae Linton, 1891.
2. *Tetrabothrius cylindraceus* Rud., 1819.

Хозяева клуша (у 7 взрослых 24, 27 IV, 5—6 V 1957 г. 8 V 1958 г.— 38 экз.), чайка серебристая (у 1 первогодка 8 IX 1958 г.— 3 экз.).

Локализация двенадцатиперстная кишка, передняя и средняя часть тонкого кишечника.

Сколекс (рис. 1) почти квадратный, общей длиной 0.31—0.40 мм, с 4 кармановидными ботридиями и мускулистым апикальным органом. Ширина последнего 0,31—0.35 мм; размеры ботридий 0.275—0.360 × 0.150—0.190 мм. Шейка шириной 0.16—0.20 и длиной 0.59—0.64 мм. Длина не вполне зрелых червей 15—18 см. Ширина молодых маточных члеников достигает 1.9 мм. Стробил с полностью сформированными онкосферами в материале не оказалось.

В члениках 19—33 семенника, которые при закладке подковообразно окружают зачаток женских желез. Диаметр семенников в половозрелых члениках 0.070—0.105 мм. Сумка цирруса овальная или округлая, 0.075—0.085 × 0.065—0.075 мм, расположена латеральнее поральных экскреторных сосудов. Половые протоки проходят между вентральным и дорсальным сосудами выделительной системы. Диаметр вентральных сосудов 0.036—0.045, дорсальных — 0.015—0.020 мм; последние соединены вдоль заднего края членика тонкой комиссурой. Семяпровод перед впадением в сумку цирруса сильноизвитой, диаметром 0.020 мм. Внутри сумки он делает несколько петель, сужаясь до 0.007—0.005 мм. Вагина имеет просвет 0.005 мм и образует небольшое расширение (0.020 ×0.030 мм) медианнее расположения выделительных каналов. Глубокая мускулистая атриальная сумка открывается наружу щелевидным отверстием длиной 0.070—0.075 мм. Мешковидный семяприемник неправильной формы расположен в центре членика. Бабочковидный яичник с рассеченными на многочисленные лопасти крыльями разрастается вентральнее семенников и занимает бо́льшую часть площади членика между экскреторными сосудами. Компактный желточник (0.160 ×0.115 м) расположен у передней границы членика. Матка закладывается в виде поперечно вытянутой трубки с многочисленными дивертикулами, направленными к передней и задней сторонам членика. Начиная с ранних этапов формирования, матка простирается латеральнее экскреторных сосудов. Развитая матка заполняет весь объем членика.

Половозрелая стробила длиной 11.5 см насчитывает 517 члеников, причем бесполый участок (до начала закладки семенников) составляет около 300 члеников.

Жизненный цикл неизвестен, но имеются косвенные свидетельства, что промежуточными хозяевами служат морские костистые рыбы (Williams, Harris, 1965), включая треску (Ellis, Williams, 1973).

Отряд Cyclophyllidea Braun, 1900
Семейство Hymenolepididae Fuhrmann, 1907
3. *Aploparaksis larina* (Fuhrmann, 1921)

Хозяева чайка обыкновенная (у 3 взрослых 27 IV, 13 и 26 V 1957 г.— 45 экз. и у 1 первогодка 22 IX 1957 г.— 15 экз.).

Локализация передняя и средняя часть тонкого кишечника.

Сколекс (рис. 2, *а*) шириной 0.130—0.175 мм с 4 присосками диаметром 0.065—0.080 мм и грушевидным хоботком, ширина апикаль-

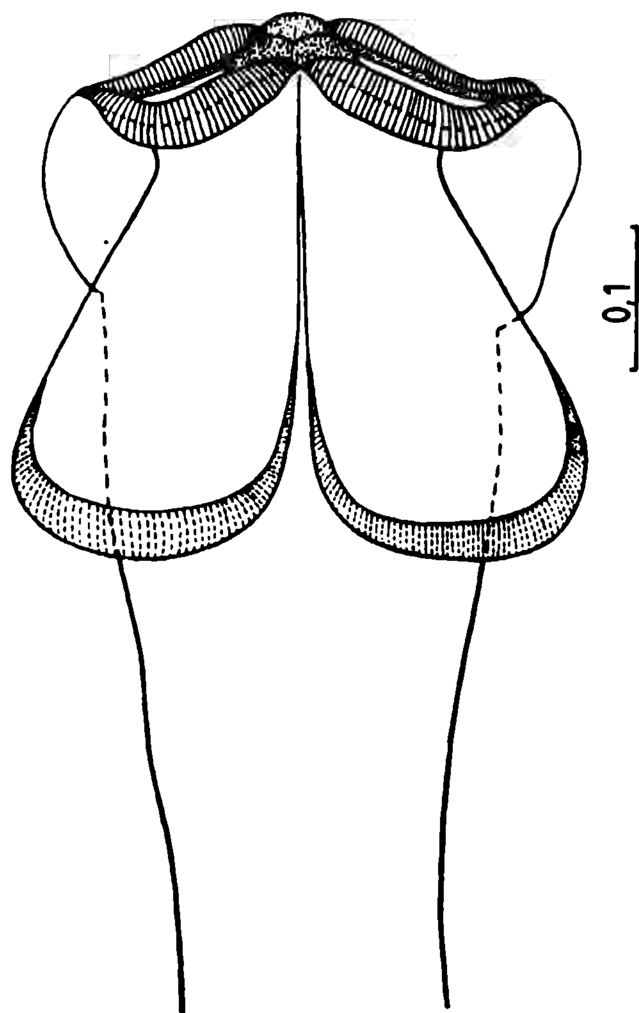


Рис. 1. *Tetrabothrius cylindraceus*. Сколекс.

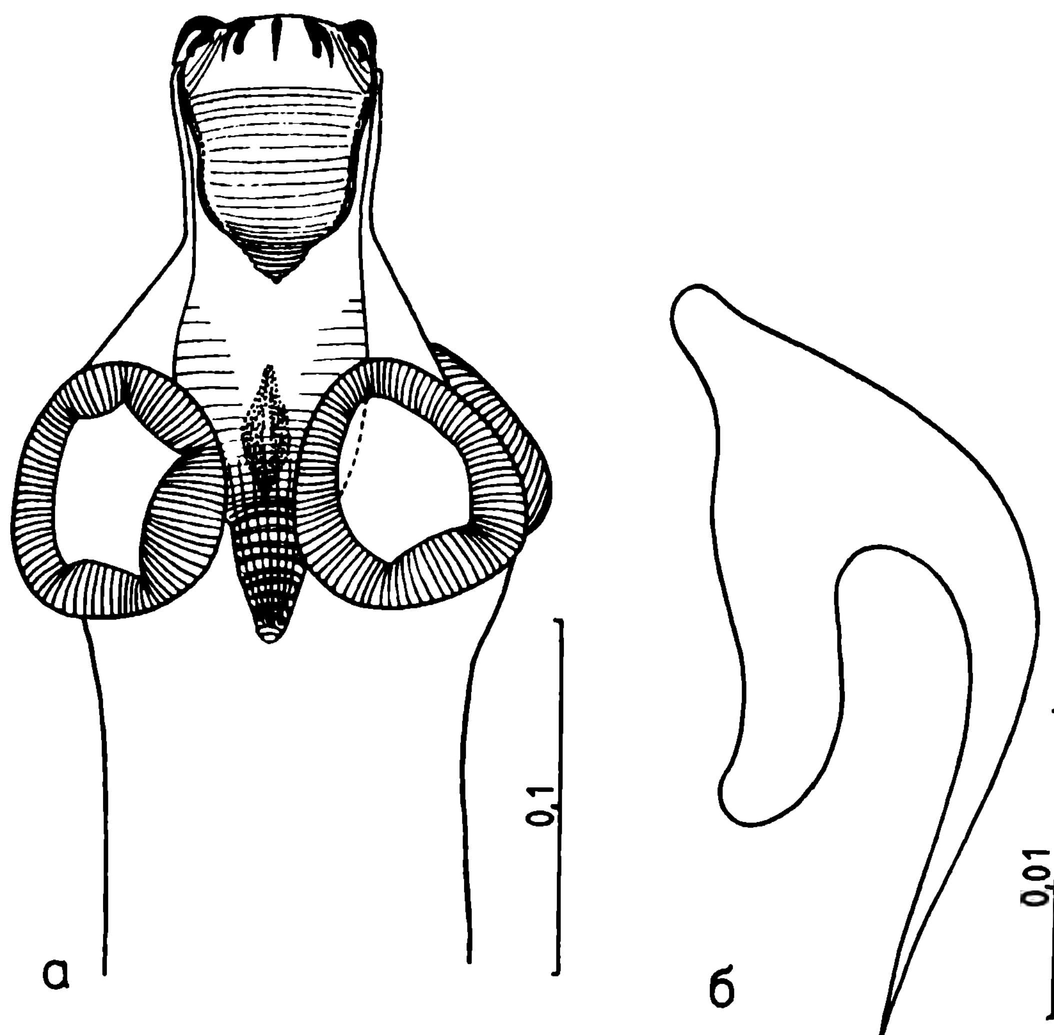


Рис. 2. *Aploparaksis larina*.
а — сколекс, *б* — крючок хоботка.

ной части которого (0.055—0.065 мм) составляет около 3/4 диаметра присосок. Длина хоботка 0.070—0.090 мм. На хоботке 10 крючьев длиной 0.023—0.025 мм, с длинным и тонким острием (рис. 2, *б*). Хоботковое влагалище глубиной 0.160—0.200 мм немного заходит за задний край присосок. Ширина шейки 0.070—0.105 мм. Расчленение стробилы начинается в 1.2—1.5 мм позади сколекса. Длина не вполне зрелых стробил 40—50 мм.

Подробное описание морфологии половой системы дано в монографии А. А. Спасского (1963). Приводим дополнительные сведения о строении мужского копулятивного аппарата. Размеры сумки цирруса, достигающей средней линии членика, 0.180—0.200 × × 0.030 мм. Проксимальный отдел вывернутого цирруса диаметром 0.006 мм вооружен шипиками и заканчивается булавовидным вздутием, 0.015 × 0.011, также покрытым небольшими треугольной формы шипами, расположенными в шахматном порядке. Жгутовидный гладкий дистальный отдел цирруса длиной до 0.050 мм * имеет в основании ширину 0.004 мм и слегка сужается к свободному концу.

В первоописании вида от чаек Антарктики длина хоботковых крючьев составила 0.216—0.236 мм (Fuhrmann, 1921). Такая же длина (0.021—0.022 мм) указана А. А. Шигиным (1961) по материалу от чаек Рыбинского водохранилища. А. А. Спасский (1963) сводит к этому виду *Aploparaksis fusus* (Krabbe, 1869) в описании М. Н. Ду-

* А. А. Шигин (1961) описывает циррус этого вида так: «Кнаружи от вздутия циррус имеет форму гладкого жгута, достигающего 0.513 мм длины». Однако, судя по масштабу приводимого им рисунка, длина указанного отдела раз в 10 меньше — около 0.050 мм. Такая же длина дистальной части цирруса показана на рисунке Л. П. Спасской (1957).

бининой (1953) от чаек Западной Сибири, где фигурирует значительно меньшая длина крючьев — 0.014—0.015 мм. Переисследование западносибирского материала, хранящегося в коллекции ЗИН АН СССР, показало, что определенные как *A. fusus* цестоды имеют 3 семенника и, следовательно, должны быть переведены в род *Wardium* Mayhew, 1925. По характеру крючьев этот материал вполне соответствует типовому виду *W fusa* (Krabbe, 1869) от чаек и крачек.

Роды *Aploparaksis* и *Wardium* весьма сходны как по морфологии сколекса (форма хоботка, соотношение размеров хоботка и присосок), так и по характеру хоботковых крючьев, и безошибочно диагносцировать их молодые (бесполые) стробилы невозможно. В нашем материале паразиты первогодка обыкновенной чайки (22 IX 1957 г.) представлены только что эксцистировавшимися цистицеркоидами: их определение проведено по сколексу и поэтому остается в некоторой мере условным.

К *Aploparaksis larina* по морфологии очень близок *A. skrjabini* Spassky, 1946 от воробьиных и дятлообразных (см. описания видов в кн.: Спасский, 1963). Они сходны по важнейшим диагностическим признакам (форма и размеры крючьев хоботка, строение цирруса, имеющего парабазальное вздутие). *A. larina* постоянно обнаруживают у многих видов чаек (Спасская, 1966), в то время как находки *A. skrjabini* за 40 лет единичны (Спасская, Спасский, 1971; Галкин, 1980, 1981); причем в нашем материале экземпляры, определенные как *A. skrjabini*, были неполовозрелыми. Известно, что широко распространенный паразит воробьиных — *Dilepis undula* — регистрировался в чайках (Williams, Harris, 1965). Теоретически возможна и обратная картина: случайное заражение воробьиных и дятлов видом, свойственным чайковым. Не исключено, что *Aploparaksis skrjabini* является синонимом *A. larina*, но для окончательного вывода необходимо изучение жизненного цикла этих червей.

4. *Echinocotyle multiglandularis* Baczynska, 1914)

Хозяева клуша (у 9 взрослых 24—25 IV, 5, 6, 7, 13 V 1957 г., 8 V 1958 г.— около 550 экз.), чайка обыкновенная (у 1 взрослой 13 V 1957 г.— 1 экз.).

Локализация двенадцатиперстная кишка, передняя часть тонкого кишечника.

Сколекс (рис. 3, *а*) конический, передняя его часть (рострум) трубкообразно вытянута; отчетливо обособлен от стробилы. Длина сколекса 0.350—0.360 мм, ширина в основании 0.145—0.200 мм, диаметр вершины рострума 0.022—0.025 мм. Присоски продольно-овальные, 0.100—0.115 × 0.065—0.080 мм, их мышечный валик вооружен шипиками длиной 0.009—0.010 мм. Шипики расположены в 2—3 ряда на боковых сторонах присосок и в 1 ряд — на задней; их общее число достигает 61 (рис. 3, *в, г*) Хоботок с 10 крючьями длиной 0.035 мм (рис. 3, *б*). Диаметр хоботка 0.030 мм; втянутый во влагалище, он делает несколько изгибов. Ширина влагалища хоботка 0.060—0.065 мм, в длину оно немного заходит за задний край присосок. Ширина шейки 0.065—0.085 мм. Длина не вполне зрелых стробил 7—8 мм.

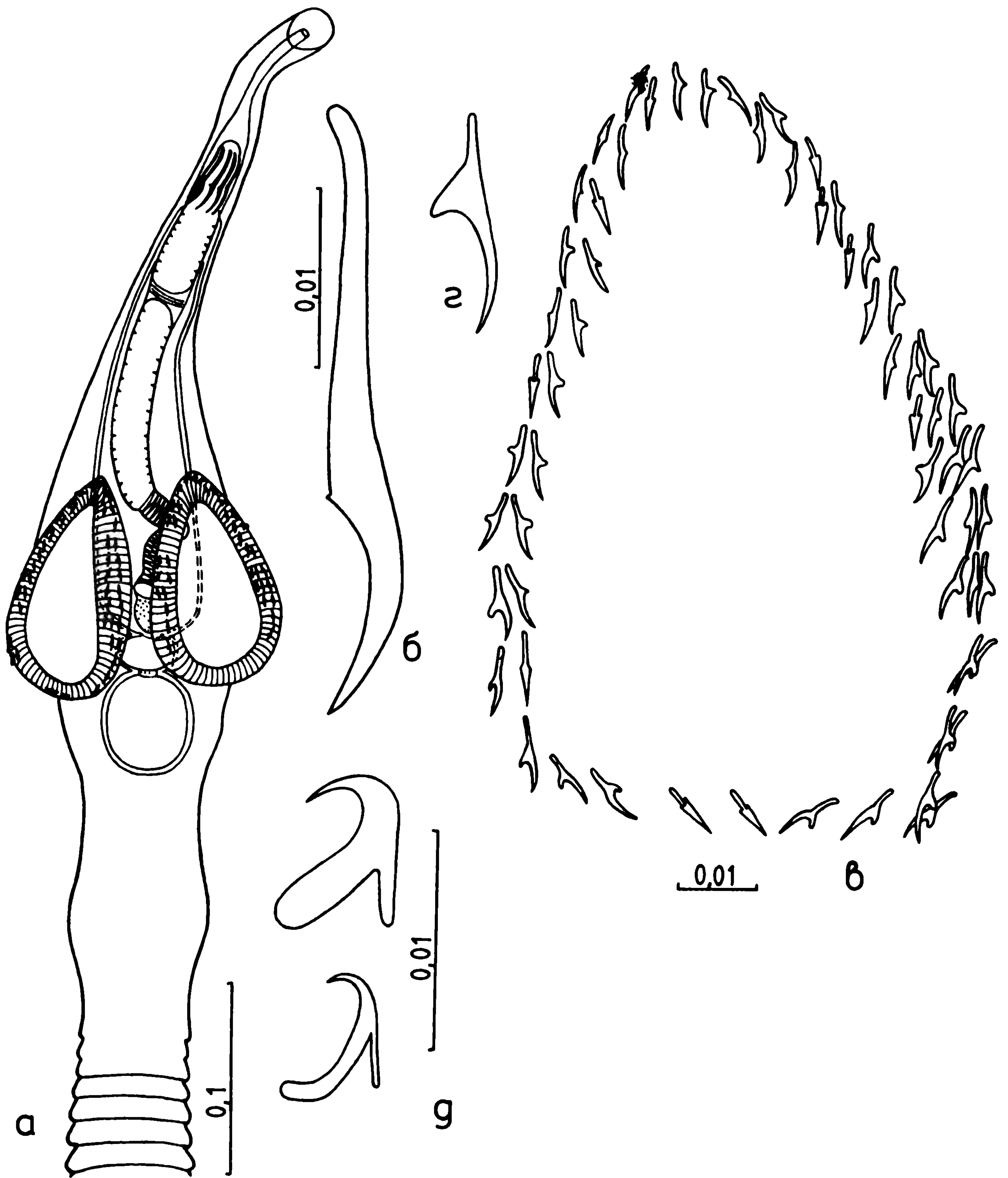


Рис. 3. *Echinocotyle multiglandularis*.
сколекс, *б* крючок хоботка, *в* расположение шипиков на присоске, *г* при-соски, *д* – шипики полового атриума.

В половозрелых члениках 3 семенника диаметром 0.060—0.070 мм. Сумка цирруса, 0.180—0.200 × 0.030, почти достигает апорального края членика. Циррус пипетковидный, невооруженный, диаметром в основании 0.008, у вершины — 0.003 мм. Половой атриум окружен кольцом крючкообразных шипиков длиной 0.006—0.010 мм. В пределах кольца шипики различаются по величине и форме (рис. 3, *г*) Тельце Фурмана 0.045 × 0.025 мм, его выворачивающаяся часть покрыта волосковидными шипиками.

Закладка семенников наблюдается, начиная с 58—63-го членика; шипики полового атриума появляются к 70—73-му членику; заполнение матки яйцами происходит с 93—98-го членика. Наибольшая

неповрежденная стробила (с развивающимися онкосферами) насчитывает 105 члеников.

Вид описан по материалу от клуши из окрестностей Каира (Baczynska, 1914), но в описании были допущены серьезные ошибки, в том числе и в указании длины хоботковых крючьев. Через 65 лет материал первоописания был переисследован (Czaplinski, Vaucher, 1979). Наш материал полностью соответствует данным переописания. Впервые в Европе вид был достоверно зарегистрирован в Польше (Czaplinski, Pojmanska, 1980) — у обыкновенной чайки.

5. *Microsomacanthus ductilis* (Linton, 1927)

Хозяева чайка обыкновенная (у 1 взрослой 26 V 1957 г.— 7 экз., у 2 первогодков 8 VII и 3 VIII 1957 г.— 21 экз.).

Локализация передняя и средняя часть тонкого кишечника.

Сколекс (рис. 4, *а*) шириной 0.185—0,230 мм, с трубковидно вытянутойростральной частью и очень глубоким влагалищем хоботка (0.230—0.330 мм при ширине 0.075—0.085 мм). Влагалище хоботка немного заходит за задний край присосок. Присоски сильно мускулистые, овальные, 0.085—0.100 × 0.100—0.115 мм. Хоботок в выдвинутом состоянии достигает в длину 0.170 мм при ширине 0.020—0.025 мм. Диаметр его апикальной части 0.048 мм. Хоботок с 10 крючьями длиной 0.037—0.039 мм (рис. 4, *б*). Шейка имеет длину 0,150—0.190 мм при ширине 0.080—0.140 мм. Длина не вполне зрелых червей 6—7 мм.

Семенники, диаметром 0.030—0.035 мм в половозрелых члениках, расположены в одну поперечную линию. Сумка цирруса, 0.150—0.170 × 0.025 мм, занимает более 3/4 ширины членика. Сильно развитые кольцевые мышечные волокна ее стенки расположены под углом к продольной оси сумки, придавая ей спирально закрученный вид. Вывернутый циррус в проксимальной части слегка вздут, диаметром 0,005 мм, и усажен когтевидными шипами длиной 0.003 мм. Дистальная его часть, диаметром 0.003 и длиной до 0.074 мм, жгутовидная, покрыта очень мелкими шипиками. Копулятивная часть вагины, длиной около 0.020 мм, с сильно мускулистой стенкой, впадает в светопреломляющую камеру размером 0.019 × 0.008 мм, расположенную на уровне поральных экскреторных сосудов или (в более зрелых члениках) латеральнее них. Семяприемник, диаметром 0.030—0.040 мм, смещен к апоральным экскреторным сосудам. Яичник гантелевидный, слегка асимметричный; желточник компактный, 0.033 × 0.025 мм. Ширина вентральных экскреторных сосудов 0.005—0.007 мм, дорсальных — 0.002 мм. Половые протоки проходят дорсальнее экскреторных сосудов.

Единственная неповрежденная половозрелая стробила со сколексом, длиной 5 мм, насчитывает 120 члеников. Первичный половой зачаток становится заметным с 10-го членика, семенники обособляются к 42-му членику, «хитиноидная» камера вагины формируется к 80-му членику.

6. *Microsomacanthus* sp.

Хозяева чайка обыкновенная (у 1 взрослой 18 V 1957 г.— 21 экз).
Локализация двенадцатиперстная кишка и передняя часть тонкой кишки.

Сколекс шириной 0.210—0.250 мм, с конусовидно вытянутой передней частью. Присоски 0.085—0.100 × 0.105—0.125 мм. Хоботковое влагалище шириной 0.080—0.090 и глубиной до 0.285 мм, несколько заходит за задний край присосок. Хоботок в выдвинутом состоянии длиной 0.150 мм, шириной 0.025—0.030 мм, диаметр его апикальной части 0.052 мм. На хоботке 10 крючьев длиной 0.059—0.061 мм, из них на лезвие приходится 0.026—0.028 мм (рис. 5) Материал представлен не вполне половозрелыми стробилами длиной 4—5 мм, которые насчитывают до 140 члеников. Половую систему изучить не удалось.

По характеру сколекса, форме и размерам крючьев хоботка этот вид близок к *M. compressa* (Linton, 1892) — широко распространенному паразиту утиных, отмечавшемуся также у поганок (Спасская, 1966), однако имеющийся материал недостаточен для точного определения.

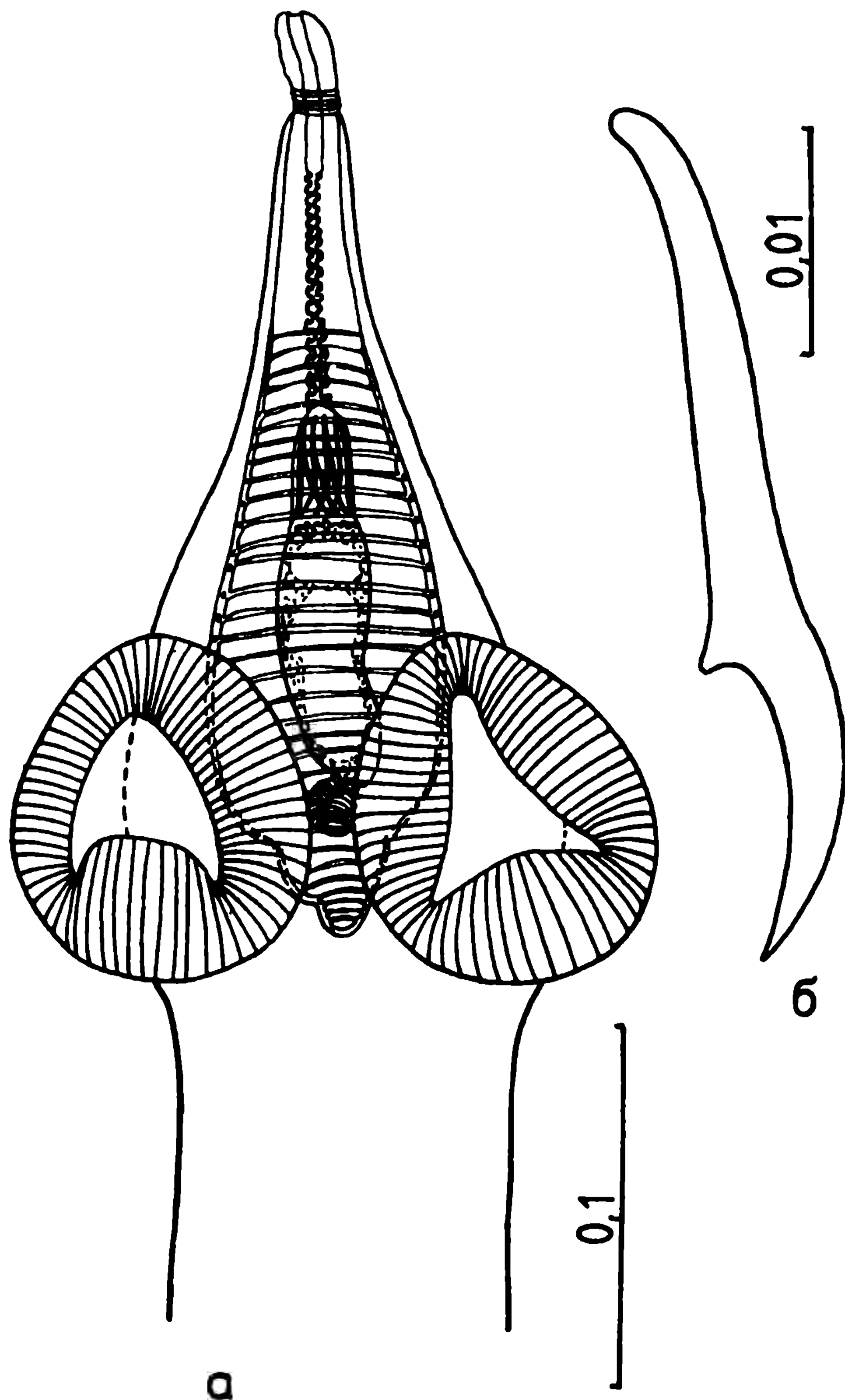


Рис. 4. *Microsomacanthus ductilis*.
а сколекс, крючок хоботка.



Рис. 5. *Microsomacanthus* sp. Крючок хоботка.

7 *Wardium cirrosa* (Krabbe, 1869)

Хозяева чайка сизая (у 1 взрослой 9 V 1957 г. и у 1 первогодка 18 V 1957 г.— фрагменты).

Локализация тонкий кишечник.

В материале представлены 2 сколекса и фрагменты зрелых стробил. Определение произведено по характерному чрезвычайно длинному густо вооруженному шипиками циррусу.

8. *Wardium fusa* (Krabbe, 1869)

Хозяева чайка обыкновенная (у 3 взрослых 17, 26 V и 5 VII 1957 г.— около 25 экз.).

Локализация тонкий кишечник.

В материале имеются 4 сколекса и фрагменты неполовозрелых (17 и 26 V) и не вполне зрелых (5 VII) стробил этого вида.

Семейство Dilepididae Fuhrmann, 1907

9. *Anomotaenia hydrohelidonis* Dubinina, 1953.

Хозяева чайка обыкновенная (у 2 первогодков 8 X 1957 г. и 23 X 1958 г.— 4 экз.).

Локализация двенадцатиперстная кишка, средняя часть тонкого кишечника.

Вид описан от светлокрылой крачки *Chlidonias leucoptera* (Temm) Западной Сибири (Дубинина, 1953). Материал с Куршской косы отличается значительно большей длиной зрелых стробил (50—60 мм против 10—15 в первоописании). В некоторой степени это связано с тем, что экземпляры червей, легшие в основу первоописанию, зафиксированы в сильно сжатом состоянии и, вероятно, уже после их естественной смерти, чем можно объяснить «неправильную форму» семенников. Число последних может превышать 15 (в западносибирском материале — до 20, в материале с Куршской косы — 20—24). Зрелая матка сетевидная (что видно из расположения яиц цепочками), яйца снабжены филаментами.

10. *Paricterotaenia micracantha* (Krabbe, 1869)

Хозяева чайка обыкновенная (у 2 взрослых 17 V 1957 г., 30 V 1959 г.— 3 экз. и у 2 первогодков 16 IX 1957 г. и 21 IX 1958 г.— 9 экз.), чайка сизая (у 1 взрослой 9 V 1958 г.— 6 экз. и у 3 первогодков 11 и 18 V 1958 г — около 70 экз.), клуша (у 1 взрослой 20 VII 1957 г.— 27 экз.).

Локализация двенадцатиперстная кишка, передняя и средняя часть тонкого кишечника.

Обычный паразит чаек. Приводим рисунок сколекса и хоботкового крючка этого вида (рис. 6, *а*, *б*). Длина крючьев хоботка в нашем материале составляет 0.031—0.036 мм. Они расположены в 2 ряда, общим числом 22—24.

11. *Paricterotaenia porosa* (Rud., 1810).

Хозяева чайка обыкновенная (у 20 взрослых 25, 27 IV, 2, 12, 13, 17, 18, 26 V, 5, 23, 24 VI, 5, 8 VII, 28 IX, 22 X 1957 г., 30 V 1959 г.— более 300 экз., у 10 первогодков 23 VI, 3, 8, 23 VII, 3 VIII, 16, 22, 30 IX 1957 г., 23 X 1958 г.— 110 экз.).

Локализация двенадцатиперстная кишка, тонкий кишечник.

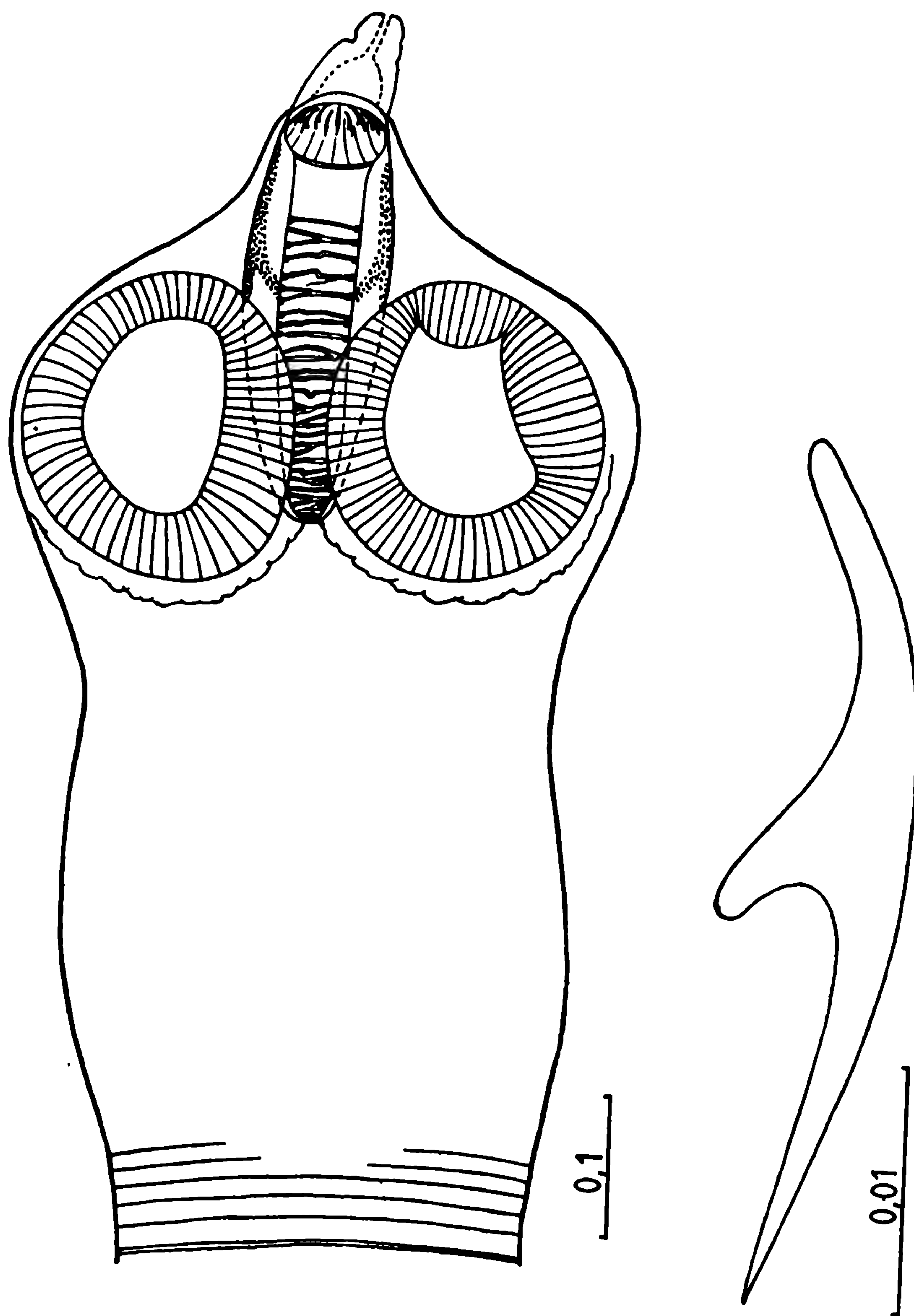


Рис. 6. *Paricterotaenia micracantha.*
а — сколекс, *б* — крючок хоботка.

Массовый паразит чаек. Сколекс (рис. 7, *а*) характеризуется мощно развитым хоботком и чрезвычайно глубоким влагалищем, которое проходит через всю шейку и достигает зоны обособления члеников. Крючья хоботка значительно варьируют по длине: от 0.105 до 0.126 мм. Их число 14, реже 18. Промежуточным хозяином вида служит *Chironomus* sp. (Краснощеков, Томиловская, 1978).

В материале представлены зрелые стробилы. Размеры яиц (рис. 7, *б*) 0.075—0.093 × 0.065—0.083, онкосферы округлые или овальные, 0.055—0.065 × 0.045—0.065 мм. Длина эмбриональных крючьев 1-й пары (медиальных) 0.031, 2-й пары — 0.033—0.034, 3-й — 0.030 мм (рис. 7, *в*). Крючья 2-й пары очень массивны, диаметр их рукоятки достигает 0.003 мм. Размеры яиц и онкосфер, а также длина эмбриональных крючьев *P. porosa* являются наибольшими из известных среди дилепидид и превышают параметры, указы-

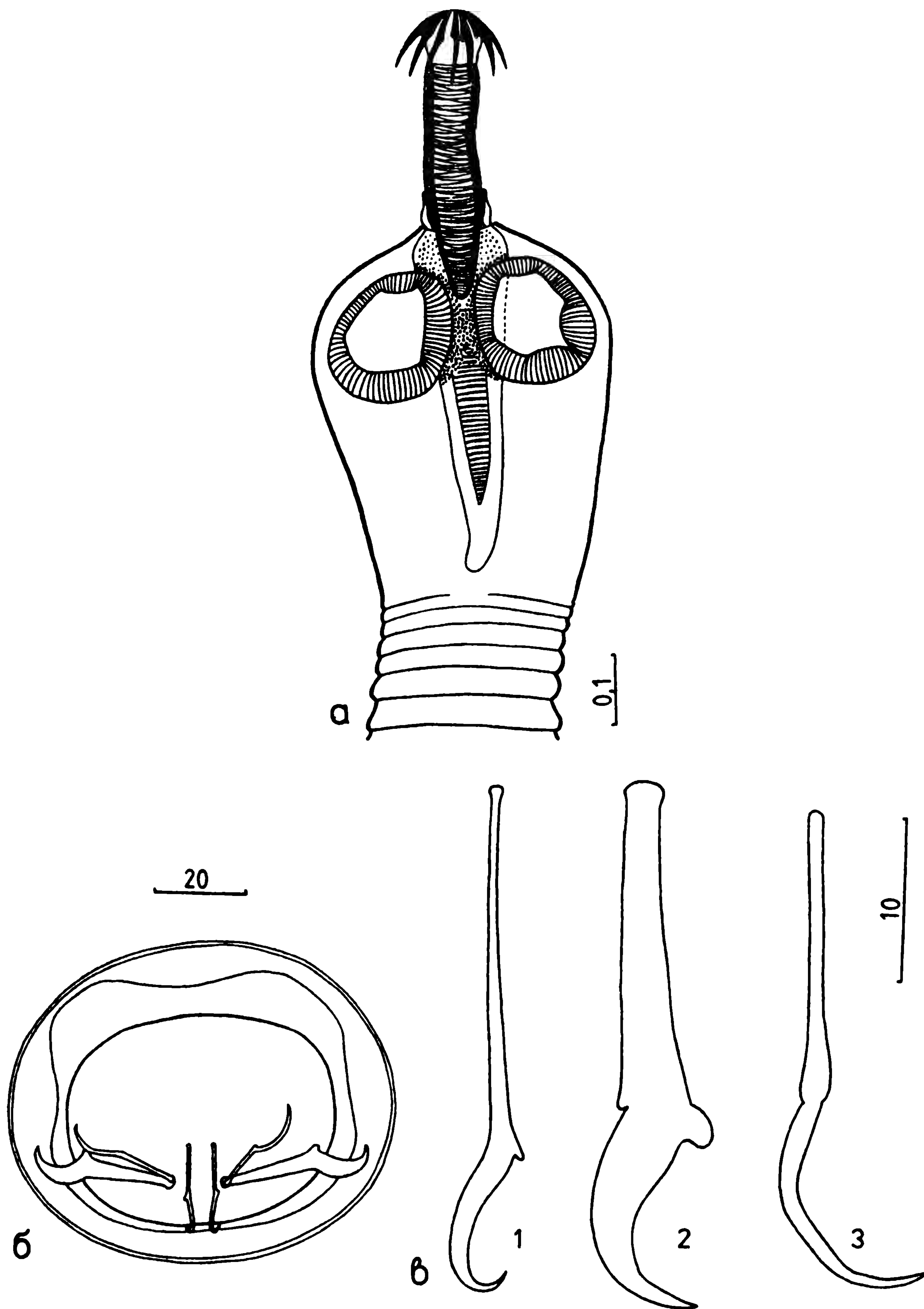


Рис. 7. *Paricterotaenia porosa.*
а — сколекс, *б* — онкосфера, *в* — эмбриональные крючья.

ваемые Е. М. Матевосян (1963) в качестве максимальных для семейства.

Общие замечания

При сборе материала в 1956—59 гг. преследовалась цель возможно более широкого охвата видов птиц, поэтому планомерного обследования отдельных хозяев не проводилось. Это в известной степени затрудняет обобщение материала, тем не менее некоторые эколого-фаунистические наблюдения возможны.

Наиболее полно была обследована обыкновенная чайка (30 взрослых птиц и 11 первогодков). Этот вид заражен цестодами с высокой экстенсивностью (из 41 птицы заражено 39: 29 взрослых и 10 первогодков), но с умеренной интенсивностью (лишь у 1/3 зараженных птиц обнаружено более 20 экз. ленточных червей). Наибольшая интенсивность заражения (87 экз.) отмечена у взрослой птицы, добытой 5 VII 1957 г. Всего у обыкновенной чайки на Куршской косе обнаружено 9 видов цестод: *Ligula intestinalis*; *Aploparaksis larina*, *Echinocotyle multiglandularis*, *Microsomacanthus ductilis*, *Microsomacanthus* sp.; *Wardium fusa*; *Anomotaenia hydrohelidonis*, *Paricterotaenia micracantha*, *P porosa*. Доминирующим видом является *P porosa*, отмеченный у 20 взрослых птиц и у 10 первогодков. У других видов чаек этот паразит в период обследования не встретился.

Клуша обследована в числе 12 экз. Не зараженным цестодами оказался единственный добытый первогодок. По экстенсивности заражения первое место занимает *Echinocotyle multiglandularis* (у 9 из 11 взрослых птиц; интенсивность — до 260 экз.), второе — *Tetrabothrius cylindraceus* (у 7 из 11; интенсивность 1—14 экз.). Первый из этих видов на Куршской косе обнаружен, кроме клуши, у 1 взрослой обыкновенной чайки; *T cylindraceus* отмечен у первогодка серебристой чайки. *Ligula intestinalis* и *Paricterotaenia micracantha* найдены у клуши, обследованной 20 VII 1957 и не зараженной двумя вышеуказанными видами цестод. Итого у исследованных клуш отмечено 4 вида ленточных червей.

Сизая чайка наименее экстенсивно заражена цестодами: инвазия отмечена у 1 взрослой птицы из 4 обследованных и у 3 из 5 первогодков. Зарегистрировано 2 вида цестод: *Wardium cirrosa* и *Paricterotaenia micracantha* (доминирующий вид). Первый из этих паразитов на Куршской косе был отмечен только у сизой чайки.

Таким образом, чайки Куршской косы имеют довольно разнообразную фауну цестод и показывают высокую экстенсивность инвазии, однако цестоды как гельминты чаек занимают подчиненное положение. Основу гельминтофауны этих птиц составляют трематоды. Так, на Куршской косе зарегистрировано 33 вида трематод чаек (Быховская-Павловская, 1974), причем эти черви обитают не только в кишечнике птиц, но отдельные виды поражают и другие органы: почки и мочеточники, желчный пузырь, яйцепроводные пути и фабрициеву сумку, кровеносные сосуды. Следует подчеркнуть, что из числа

трематод чаек Куршской косы специфичными для подотряда оказалось менее 1/3 видов: в качестве таковых отмечено 6 видов (*Mesorchis pseudoechinatus*, *Renicola lari*, *Plagiorchis laricola*, *Cardiocephalus longicollis*, *Diplosthomum spathaceum*, *Ornithobilharzia intermedia*) и еще 6 видов обнаружено в период исследования только в чайках. 21 вид трематод, кроме чаек, заражает также птиц других систематических групп: куликов, пластинчатоклювых, поганок, воробьиных. Такая богатая фауна трематод чаек, несомненно, связана с широким спектром питания этих птиц. Они поедают морскую и пресноводную рыбу, различных водных и наземных беспозвоночных, хватая добычу как с поверхности воды, так и на некоторой глубине, а также собирая пищу, бродя по земле или по мелководью; некоторые виды ловят насекомых в воздухе (Бородулина, 1960)

Значительное преобладание числа видов трематод чайковых над цестодами наблюдается в самых разных районах гельминтологического обследования птиц: на Рыбинском водохранилище (соответственно 38 и 13 видов — Шигин, 1961), на побережье Каспийского моря (48 и 22 вида — Курочкин, Заблоцкий, 1961), в Западной Сибири (22 и 13 видов — Быховская-Павловская, 1953; Дубинина, 1953), в Англии (18 и 8 видов — Pemberton, 1963), в ГДР (13 и 6 видов — Creutz, Gottschalk, 1969).

Что касается цестод чаек, то подавляющее большинство видов проявляет строгую специфичность к данной систематической группе (подотряду) птиц. Это хорошо соответствует так называемому правилу Фурмана, согласно которому каждый отряд птиц обладает своей особой фауной ленточных червей (Fuhrmann, 1932). Следует подчеркнуть, что в цитируемой работе Фурмана чайки рассматриваются в качестве самостоятельного отряда — Lariformes.

Правило Фурмана, подробное обсуждение которого имеется у Б. Е. Быховского (1957), сохраняет в целом свое значение и сегодня, несмотря на то, что в последние десятилетия описано большое число новых видов цестод. Представляет особый интерес то обстоятельство, что из двух классов плоских эндопаразитических червей — трематод и цестод — закономерность, подмеченная Фурманом, приложима к одним цестодам. На трематод птиц, как это отмечено выше на примере чаек, подобное правило не распространяется. По подсчетам И. Е. Быховской-Павловской (1957), свыше 30% видов трематод птиц фауны СССР встречается более, чем у 1 отряда птиц.

Наблюдаемая для цестод относительно более строгая специфичность к окончательному хозяину объясняется тем, что эти паразиты в организме позвоночного претерпевают «наиболее существенные и сложные морфо-физиологические изменения, связанные с функцией размножения» (Дубинина, 1966). Действительно, у цестод в кишечнике позвоночного хозяина имеет место не только органогенез половой системы, как у трематод, но и стробиляция, которая нередко рассматривается как процесс бесполого размножения ленточных червей (Павловский, 1946; Иванов, 1979). Наибольшая степень сложности морфо-физиологического развития цестод, связан-

ного с функцией размножения, достигается именно при стробиляции. Наличие этого процесса у ленточных червей и следует считать главной причиной, лежащей в основе правила Фурмана. Напротив, трематоды, как правило, узкоспецифичны по отношению к 1 промежуточному хозяину, а степень специфичности марит может сильно варьировать (Гинецинская, 1968) Как известно, в 1 промежуточном хозяине-моллюске у трематод происходит интенсивное размножение партеногенетических поколений, что и приводит к возникновению узкой специфичности.

ЛИТЕРАТУРА

Бородулина Т Л. Биология и хозяйственное значение чайковых птиц южных водоемов СССР.— Тр. Ин-та морф. животн., 1960, вып. 32, с. 3—130.

Быховская-Павловская И. Е. Фауна сосальщиков птиц Западной Сибири и ее динамика.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1953, т. 15, с. 5—116.

Быховская-Павловская И. Е. К вопросу о специфичности сосальщиков.— Тр. Лен. о-ва естествоиспыт., 1957, т. 73, вып. 4, с. 171—176.

Быховская-Павловская И. Е. Трематоды пролетных птиц Куршской косы.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1974, т. 26, с. 39—80.

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики: их система и филогения. М.— Л., изд-во АН СССР, 1957, 509 с.

Галкин А. К. Цестоды дятловых (Picidae) Куршской косы.— Паразитология, 1980, т. 14, вып. 5, с. 427—438.

Галкин А. К. Цестоды воробьиных Куршской косы. Эколого-фаунистический очерк.— Тр. ЗИН АН СССР, 1981, т. 108, с. 53—98.

Галкин А. К. Морфолого-систематическое исследование и экологический анализ цестод птиц Куршской косы. Автореф. канд. дис. М., 1982. 22 с.

Галкин А. К. Цестоды черного стрижа (Apus apus L.) Куршской косы.— В кн.: Исследования по морфологии и фаунистике паразитических червей. Л., 1983, с. 57—67. (Тр. ЗИН АН СССР, т. 121).

Гинецинская Т А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., Наука, 1968, 412 с.

Дубинина М. Н. Ленточные черви птиц, гнездящихся в Западной Сибири.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1953, т. 15, с. 117—233.

Дубинина М. Н. Ремнецы Cestoda: Ligulidae фауны СССР. М.— Л., Наука, 1966, 262 с.

Иванов А. В. К вопросу о природе метамерии ленточных червей.— Тр. ЗИН АН СССР, 1979, т. 84, с. 25—33.

Йыгис В. А. Нематоды птиц Калининградской области и Эстонской ССР.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1974, т. 26, с. 81—113.

Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов Paricterotaenia porosa (Cestoda: Dilepididae).— Паразитология, 1978, т. 12, вып. 2, с. 108—115.

Курочкин Ю. В., Заблоцкий В. И. Гельминтофауна чайковых птиц Каспийского моря.— Тр. Астраханск. заповедн., 1961, вып. 5, с. 296—318.

Матевосян Е. М. Дилепидоидеа — ленточные гельминты домашних и диких животных.— В кн.: Основы цестодологии, т. 3, М., изд-во АН СССР, 1963, 688 с.

Павловский Е. Н. Руководство по паразитологии человека, т. 1. М.— Л., изд-во АН СССР, 1946, 522 с.

Спасская Л. П. К фауне цестод птиц Якутии. II.— Acta veter. Acad. sci. Hungar., 1957, vol. 7, fasc. 2, p. 101—127.

Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., Наука, 1966, 698 с.

Спасская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц Тувы. Кишинев, Штиинца, 1971, 252 с.

Спасский А. А. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц. Ч. 1.— В кн.: Основы цестодологии, т. 2, М., изд-во АН СССР, 1963, 418 с.

Шигин А. А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища.— Тр. Дарвинского гос. заповедн., 1961, вып. 7, с. 309—362.

Baczynska H. Etudes anatomiques et histologiques sur quelques nouvelles espèces de cestodes d'oiseaux.— Bull. soc. sc. nat. Neuchâtel, 1914, vol. 40, p. 187—239.
Creutz G., *Gottschalk C.* Endoparasitenbefall bei Lachmöwen in Abhängigkeit vom Alter.— Angew. Parasit., 1969, Bd. 10, H. 2, S. 80—91.
Czaplinski B., *Pojmanska T.* Echinocotyle multiglandularis (Baczynska, 1914) (Cestoda, Hymenolepididae) from a new host Larus ridibundus L. in Poland.— Acta parasitol. polon., 1980, vol. 27, p. 195—204.
Czaplinski B., *Vaucher C.* Redescription of Echinicotyle multiglandularis (Baczynska, 1914) (Cestoda, Hymenolepididae).— Rev. suisse Zool., 1979, t. 86, p. 69—75.
Ellis C., *Williams I. C.* The longevity of some species of helminth parasites in naturally acquired infections of the lesser black-backed gull, Larus fuscus L., in Britain.— Journ. Helminthol., 1973, vol. 47, N 3, p. 329—338.
Fuhrmann O. Die Cestoden des Deutschen Südpolar Expedition: 1901—1903.— In: Deutsche Südpolarexpedition 1901—1903, 1921, Bd. 16, S. 469—524.
Fuhrmann O. Les Tenias des oiseaux.— Mem. univer. Neuchâtel, 1932, vol. 8. 381 p.
Krabbe H. Bidrag til Kundskab om Fuglenes .Baendelorme.— Kgl. Denske Vidensk. Selsk. skr., naturvidensk., math., 1869, Bd. 6, Afd. 8, p. 251—368.
Pemberton R. T Helminth parasites of three species of British gulls, Larus argentatus Pont., L. fuscus and L. ridibundus L.— Journ. Helminthol., 1963, vol. 37, N 1/2, p. 57—88.
Wiliams I. C., *Harris M. P.* The infection of the gulls Larus argentatus Pont., L. fuscus L. and L. marinus L. with Cestoda on the coast of Wales.— Parasitol., 1965, vol. 55, pt. 2, p. 237—256.

CESTODES OF GULLS (LARUS) OF THE KURISH SPIT

A. K. Galkin

SUMMARY

11 species of cestodes are reported for *Larus ridibundus* (41 birds examined), *L. fuscus* (12) and *L. canus* (9) captured in 1957—1959 at the Kurish Spit, Baltic Sea. Morphological description of some lesser investigated species (*Tetrabothrius cylindraceus*, *Echinocotyle multiglandularis*, *Microsomacanthus ductilis*) is refined; oncospheres of *Paricterotaenia porosa* are studied. General peculiarities of the cestode and the trematode fauna of gulls are discussed.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155
USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

О ФАУНЕ ЦЕСТОД ПОГАНОК (PODICEPS) КУРШСКОЙ КОСЫ

А. К. Галкин

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В сборах паразитологической экспедиции Зоологического института АН СССР, работавшей на Куршской косе в 1956—59 гг., имеется небольшой материал по цестодам птиц отряда поганкообразных (Podicipediformes): 1 экз. большой поганки (*Podiceps cristatus*, взрослая самка) был обследован 26 IV 1957 г. и 1 экз. малой поганки (*P. ruficollis*, первогодок, самка) — 23 IX 1958 г. Обе особи были заражены цестодами, с интенсивностью около 100 экз. червей каждая. Обнаружено 3 вида цестод отряда Cyclophyllidea, относящихся к подотрядам Acoleata (1 вид) и Hymenolepidata (2 вида). Тотальные препараты червей, окрашенные квасцовым кармином, и отдельные сколексы, заключенные в глицерин-желатин, исследованы при помощи микроскопа Amplival на увеличениях до $20^x \times 100^x$ Рисунки сделаны с использованием рисовального аппарата РА-1. Даем описание обнаруженных видов.

Подотряд Acoleata Skrjabin, 1940
Семейство Amabiliidae (Braun, 1900)
1. *Tatria acanthorhyncha* (Weld, 1855).

Хозяева поганка малая (у первогодка 23 IX 1958 — 45 экз.)
Локализация 12-перстная кишка, передняя часть тонкой кишки.

Черви мелких размеров. Не вполне зрелые стробилы насчитывают 40—45 члеников и имеют длину 5—6 мм, ширину — до 0,7 мм. Латеральные отростки отсутствуют у самых молодых члеников (около 10), достигают наибольшей длины (0.350—0.400 при ширине до 0.105 мм) в половозрелых и молодых маточных члениках и утрачиваются (как бы «обламываются») в более зрелых члениках.

Сколекс поперечно вытянутый, овальный 0,320—0,350 × 0,175—0,200 мм. Диаметр присосок 0,130—0,140 мм. Влагалище хоботка 0,100—0,130 × 0,150—0,175 мм, имеет сильно мускулистую стенку толщиной до 0,008 мм; хоботок в нем сильно извит. Вывернутый хоботок диаметром 0,035—0,040 мм и длиной 0,250—0,300 мм; диаметр его апикальной части 0,055—0,067 мм. Он снабжен мощной продольной мускулатурой, которая 4 пучками входит во влагалище и достигает его заднего края. На хоботке 14 (в одном случае — 15) крючьев длиной 0,022—0,023 мм. Рукоятка крючьев почти полностью отсутствует (рис. 1, *а*). Шипики на хоботке не обнару-

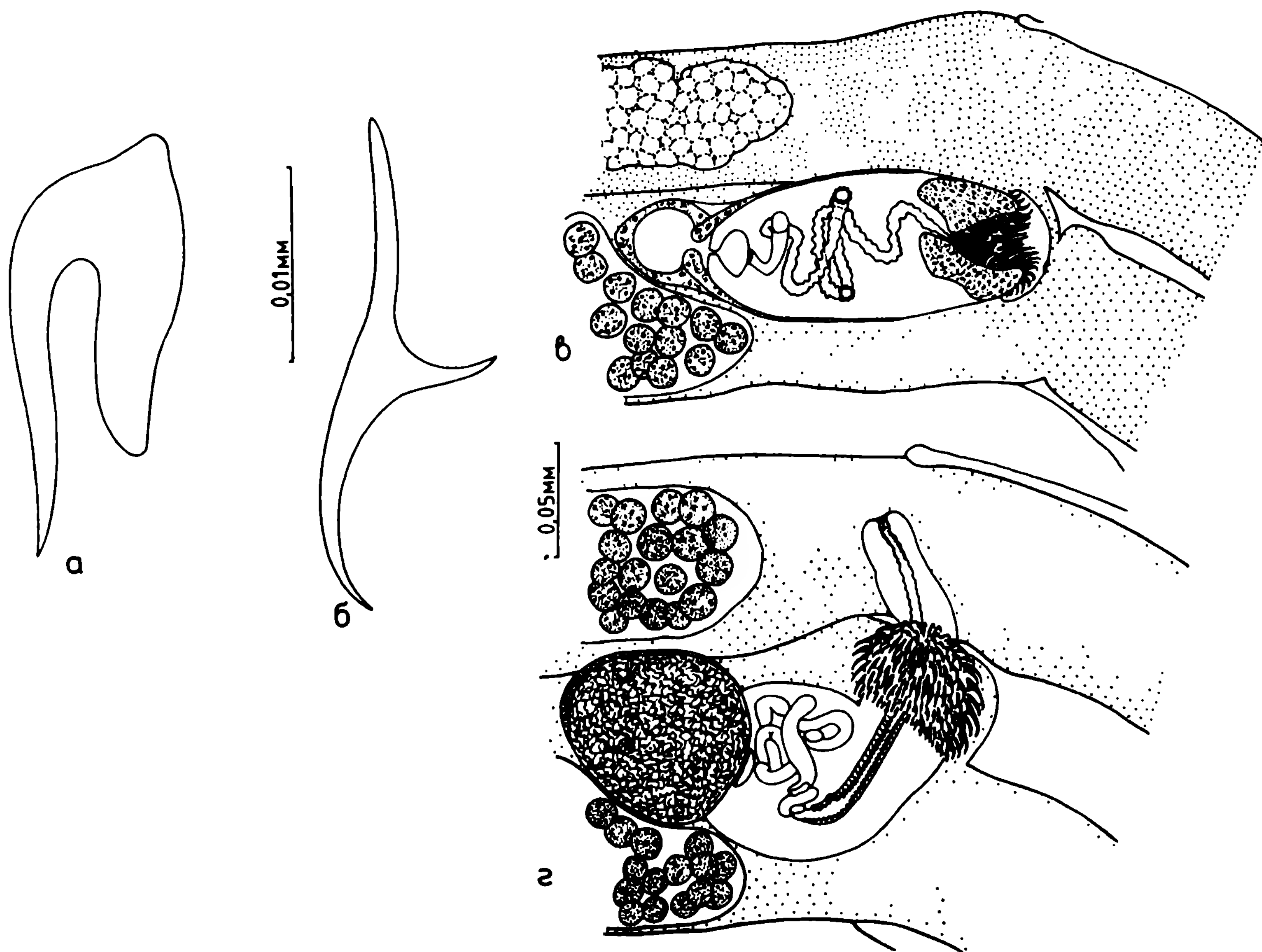


Рис. 1. *Tatria acanthorhyncha.*

а — крючок хоботка, *б* — крючок сумки цирруса; *в* — копулятивный аппарат с циррусом, ввернутым в сумку [illegible] внедрение цирруса в паренхиму впередилежащего членика.

жены, но хорошо заметны на сколексе и присосках, где их длина составляет 0,002—0,003 мм. Имеется шейка длиной 0,055—0,080 мм.

Анатомия члеников подробно описана (Illescas Gomez, Lopez Roman, 1980; Рыжиков, Толкачева, 1981). Приводим дополнительные сведения о строении мужского копулятивного аппарата. Размеры сумки цирруса в половозрелых и молодых маточных члениках — 0,070—0,090 × 0,140—0,150 мм. Ее дистальный конец имеет форму купола и густо вооружен крючьями, расположенными в шахматном порядке. Крючья имеют длинные когтевидные острия (рис. 1, *б*); длина крючьев возрастает от основания купола к его вершине: от 0,012 до 0,030 мм. Этот участок сумки закладывается в виде воронки с мускулистыми стенками, причем крючья располагаются в полости воронки (рис. 1, *в*). Затем он выворачивается и крючья оказываются на поверхности органа. Вывернутый циррус диаметром 0,018—0,022 мм, вооружен мелкими шипиками. Иногда наблюдается внедрение цирруса в паренхиму впередилежащего членика в области основания латерального отростка (рис. 1, *г*). Очевидно, таким путем осуществляется перенос спермы в связи с отсутствием вагины у этой группы цестод. Наибольшая отмеченная длина вывернутого цирруса составила 0,045 мм. Семяпровод внутри сумки цирруса сильно извит, диаметр его петель 0,010—0,013 мм. Внутренний семенной пузырек маленький, 0,025×0,015 мм, наружный семенной

пузырек диаметром 0,075 мм, толстостенный, слегка вдавлен в апоральный конец сумки цирруса.

Морфологически выраженные половые зачатки имеются уже в первых от шейки члениках стробилы. Зачаток семяприемника в центре членика впервые обнаруживается в 7—10-м члениках стробилы, зачатки семенников — в 8—11-м члениках. Крючья сумки цирруса закладываются, начиная с 13—18-го членика, матка формируется с 19—26-го членика. Исчезновение сумки цирруса и наружного семенного пузырька происходит в 24—32-м члениках; в последующих члениках имеется лишь мешковидная матка, заполненная развивающимися зародышами. Стробилы, состоящие из 40—45 члеников, еще не содержат сформированных онкосфер.

Для подсемейства Schistotaeniinae, к которому относится род *Tatria*, характерно наличие продольных каналов, соединяющих семяприемники соседних члеников. Семяприемники *T acanthorhyncha* закладываются в виде пузырька с ясно очерченной стенкой. Они лежат в передней части членика по средней линии стробилы. С началом роста крыльев яичника (11—14-й членик) формируется продольный канал, который открывается на заднем полюсе семяприемника и тянется назад к границе членика. По мере полового созревания членика стенка семяприемника и его продольного канала утолщается. Связь продольного канала с семяприемником позади лежащего членика мы наблюдали только в члениках, семяприемники которых заполнены спермой. При этом масса спермы обнаруживается в самом продольном канале, сильно растягивая его стенки. Таким образом, в стробиле образуется единый многокамерный семяприемник (Рыжиков, Толкачева, 1981). Следовательно, интеграция стробилы, которая у цестод проявляется в целостности выделительной и нервной систем (Гинецинская, Добровольский, 1978) в данной группе распространяется и на женскую половую систему.

Вопрос о гомологии семяприемника аколеат и остальных циклофиллидных цестод, обладающих вагиной, требует специального обсуждения.

В Западной Сибири у черношейной поганки (Podiceps nigricollis) М. Н. Дубининой (1953) был отмечен представитель рода *Tatria*, отнесенный к виду *T decacantha* (Fuhrmann, 1913). Длина крючьев хоботка этого паразита, представленного одним экземпляром, указана 0,021—0,022 мм. Позднее (Рыжиков, Толкачева, 1981) материал М. Н. Дубининой был переопределен как *T dubininae* Ryjikov et Tolkatscheva, 1981. Последний вид описан из серощекой поганки (Podiceps griseigena) Новосибирской обл.; типовые экземпляры имеют крючья хоботка длиной 0.027 мм.

Нами переисследован экземпляр М. Н. Дубининой, хранящийся в коллекции цестод ЗИН АН СССР и определенный как *Tatria decacantha*. Он насчитывает 40 члеников. Длина крючьев хоботка этого червя оказалась равной 0,027—0.028 мм, из них длина отростка составляет 0.005—0.006 мм. Таким образом, переопределение, произведенное Рыжиковым и Толкачевой (1981), дополнительно подкрепляется.

Подотряд Hymenolepidata Skrjabin, 1940
Семейство Hymenolepididae Fuhrmann, 1907
2. *Confluaria furcifera* (Krabbe, 1869)

Хозяева большая поганка (у взрослой 26 IV 1957 г.— около 100 экз.)
Локализация тонкий кишечник.

Не вполне зрелые стробилы достигают длины 80—85 мм при ширине до 1 мм. Сколекс округлый, шириной 0.175—0.210 мм, размер присосок 0.065—0.075 × 0.070—0.085 мм. Диаметр апикальной части хоботка 0.070 мм, длина хоботка 0.105—0.130 мм. Влагалище хоботка глубиной 0.120—0.150 мм, немного заходит за задний край присосок. На хоботке 10 крючьев, состоящих из 2 частей, различающихся по показателю преломления. Длина собственно хитиноидного крючка 0.020—0.021 мм, из них 0.012 мм приходится на шиловидное лезвие и 0.004—0.005 мм — на рукоятку. Рукоятка и наружная часть отростка одеты «чехлом» из несветопреломляющего материала. Общая длина такого двухсоставного крючка равна 0.030—0.033 мм (рис. 2). По наблюдениям Л. Ярецкой (Jarecka, 1958), у личинок *C. furcifera* развиваются только собственно хитиноидные крючья. В окончательном хозяине происходит постларвальный рост хоботковых крючьев, в результате которого они приобретают двойственную структуру. Аналогичное развитие крючьев отмечено у *C. podicipina* (Максимова, 1981). Не исключено, что этот признак характерен для всего рода *Confluaria*. Ширина шейки 0.095—0.110 мм.

В половозрелых мужских члениках сумка цирруса, 0.200—0.225 × 0.030 мм, немного заходит за среднюю линию стробилы. Внутренний семенной пузырек занимает почти всю полость сумки. Вывернутый циррус состоит из конусовидного основания высотой 0.012—0.015 мм и диаметром 0.015 мм, густо усаженного шипиками, и невооруженной жгутовидной дистальной части длиной 0.030 мм и диаметром 0.003—0.004 мм (по Krabbe, 1869, длина цирруса 0.035 и ширина 0.003 мм). Наружный семенной пузырек округлый, диаметром 0.040—0.050 мм, лежит впереди центрального семенника. Семяприемник при максимальном наполнении спермой имеет вид поперечного вытянутого мешка размером до 0.170 × 0.060 мм.

3. *Confluaria podicipina* (Szymanski, 1905).

Хозяева поганка малая (у первогодка 23 IX 1958 — 47 экз.).
Локализация задняя часть тонкого кишечника.

Стробилы с молодыми маточными члениками достигают длины 25 и ширины 0,5 мм. Ширина сколекса 0.340—0.375 мм. Хоботок грибовидный, длиной 0.175—0.190 мм; диаметр его апикальной части (0.097—0.105 мм) незначительно превышает диаметр присосок (0.090—0.100 мм). Влагалище хоботка объемистое, 0.150—0.180 × × 0.205—0.260 мм. Хоботок несет 10 крючьев. Длина собственно крючьев — 0.044—0.049 мм, их рукоятка одета «чехлом», отличающимся от хитиноидной части по показателю преломления: в итоге общая длина составляет 0.049—0.053 мм (рис. 3, *а*). Имеется длинная шейка шириной 0.180—0.240 мм.

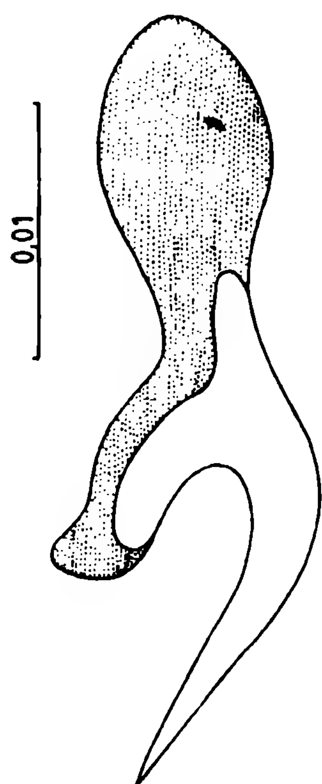


Рис. 2. *Confluaria furcifera.* Крючок хоботка.

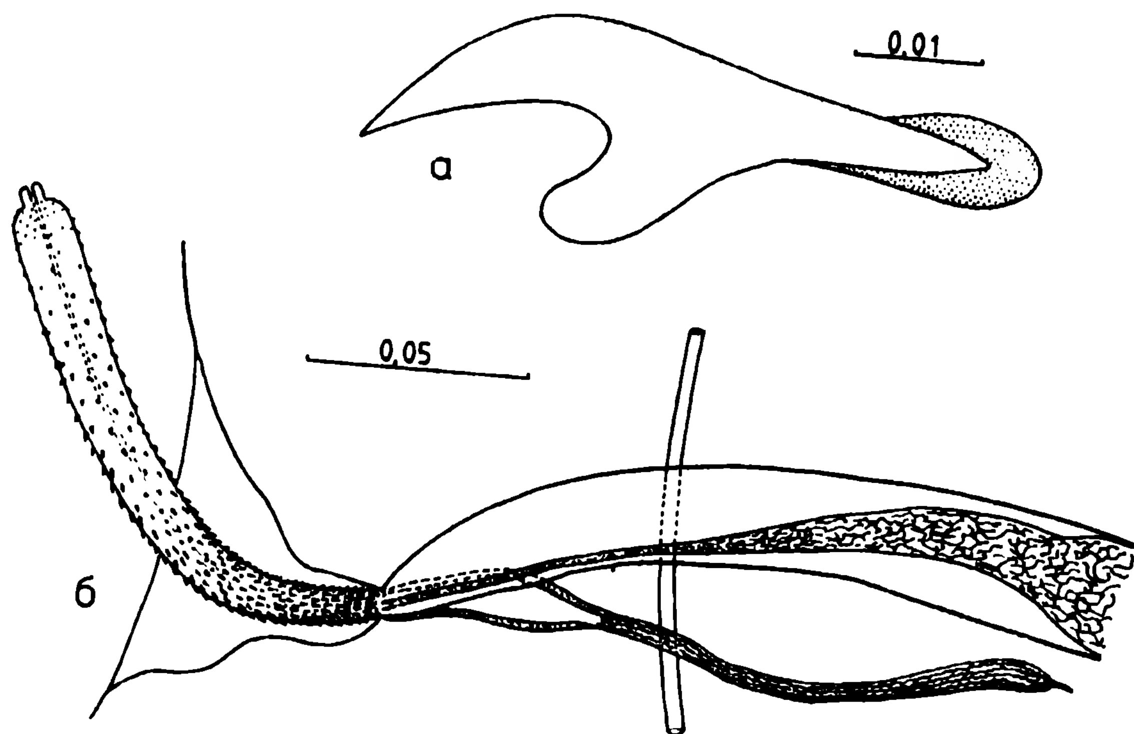


Рис. 3. *Confluaria podicipina.*
а — крючок хоботка; *б* — копулятивный аппарат.

Приводим описание копулятивного аппарата, строение которого имеет диагностическое значение (рис. 3, *б*). Сумка цирруса ланцетовидная, 0.275—0.300 × 0.025—0.035 мм, в мужских половозрелых члениках доходит до апоральных экскреторных сосудов. Внутренний семенной пузырек занимает почти половину длины сумки. Размеры наружного семенного пузырька 0.062—0.085 × 0.055—0.068. Вывернутый циррус длиной 0.130—0.140 мм, слегка расширяется от основания к вершине (от 0.010 до 0.015 мм) и на свободном конце пипетковидно оттянут. Он вооружен шипиками, длина и частота расположения которых уменьшаются по направлению к апикальной части органа. В основании цирруса шипики достигают 0.004 мм длины. Копулятивная часть вагины толстостенная, длиной 0.040—0.050 мм и диаметром 0.015 мм; проводящая часть длиной до 0.100 мм и диаметром 0.006—0.008 мм, отличается сильным развитием продольной мускулатуры. С семяприемником она соединяется коротким тонким протоком диаметром 0.002—0.003 мм.

Диагноз рода *Confluaria*, как и описание его типового вида *C. spasskii*, в течение 13 лет оставались в рукописи диссертации Н. А. Абласова и опубликованы только в монографии Л. П. Спасской (1966). По правилам зоологической номенклатуры, авторство рода и вида должны быть следующими: *Confluaria* Spasskaja, 1966 и *C. spasskii* Ablasov in Spasskaja, 1966 * Дифференциальный диагноз *C. spasskii* отсутствует. Необходимо подчеркнуть, что этот вид был отмечен лишь единожды, у хохлатого нырка (*Aythya fuligula* — утиные) в Киргизии (Абласов, 1953), тогда как остальные виды рода облигатно паразитируют в поганках. По размерам и форме крючьев хоботка *C. spasskii* соответствует *C. podicipina*. Согласно определительной таблице видов рода (Спасская, 1966), их отличия ограничиваются размерами сумки цирруса (соответственно,

* У Л. П. Спасской (1966) приведено: *Confluaria* Ablasov, 1953; *C. spasskii*, Ablasov, 1953.

0.110—0.151 × 0.017—0.019 и 0.320 × 0.045 мм). Но это, возможно, не видовое различие, а следствие недоразвития органа, которое могло произойти в связи с паразитированием червей в организме «неподходящего хозяина» аналогично тому, как Л. П. Спасская (1966) объясняет различие в числе семенников у представителя того же рода, *C. furcifera*, при паразитировании в поганках и в лысухе. Остальные размерные характеристики видов достаточно близки (см. табл.); промеры цирруса *C. spasskii* не приведены, но отмечено его вооружение мелкими шипиками.

Сам автор *C. spasskii* в своих последующих работах (Абласов, 1955, 1957) не стал описывать этот вид как новый. Более того, в сводке по гельминтам птиц Киргизии (Абласов, Чибиченко, 1961) паразит хохлатого нырка определен как *Dubininolepis podicipina* (Szymanski, 1905) = *Confluaria podicipina*. Последний вид зарегистрирован в поганках и в Киргизии (Чибиченко, 1966). Итак, имеющиеся в литературе сведения о *C. spasskii* не дают основания считать его самостоятельным видом. Мы полагаем, что *C. spasskii* является синонимом широко распространенного паразита поганок — *C. podicipina* (Szymanski, 1905) В таком случае типовой вид рода *Confluaria* Spasskaja, 1966 должен быть обозначен как *C. spasskii* Ablasov in Spasskaja, 1966 = *Hymenolepis podicipina* Szymanski, 1905.

Общие замечания

Поганки — небольшой отряд водных птиц, представленный 4 родами и 18—20 видами. Центром формирования группы считается Северная Америка (Карташев, 1974). Три рода (*Aechmophorus*, *Centropelma* и *Podilymbus*), насчитывающие 5 видов, обитают только в Америке и в гельминтологическом отношении почти не исследованы. Типовой род — *Podiceps* — широко распространен почти по всему земному шару. В СССР гнездится 5 видов этого рода.

Фауна ленточных червей поганок рода *Podiceps* приводится в сводках и отдельных статьях (Joyeux, Baer, 1936; Гинецинская, 1952; Дубинина, 1953; Спасская 1965 и др.). В СССР гельминтофауна этих птиц наиболее полно исследована в Таджикистане

Сравнительная таблица *Confluaria spasskii* **и** *C. podicipina* **(по Спасской, 1966, в мм)**

	C. spasskii	*C. podicipina*
Длина стробилы	30—51	36—95
Ширина	до 1.21	1—2
Диаметр присосок	около 0.100 *	0.108—0.116×0.112—0.124
Диаметр хоботка	0.142	0.150—0.160
Наружный семенной пузырек	0.081×0.071	0.088×0.070

* На рис. 103 показано, что длина присоски равна ее ширине (по масштабной линейке — около 0.100 мм), в тексте же приведены размеры 0.110 × 0.060 мм. Предпочитаем доверять рисунку. Также и ширина сколекса на рисунке не соответствует тексту (0.30 против 0.27 мм).

(Боргаренко, 1972), где отмечено 14 видов цестод — паразитов поганок.

Цестоды поганок относятся к 3 отрядам: Pseudophyllidea, Tetrabothridea и Cyclophyllidea. Из псевдофиллидей у них паразитируют как представители всех 3 родов семейства Ligulidae, причем 1 вид, *Ligula colymbi*, встречается преимущественно у поганок (Дубинина, 1966), так и *Diphyllobothrium ditremum* (Спасская, 1965). Все эти виды являются распространенными паразитами рыбоядных птиц, связанных с пресноводными водоемами. Единственный вид тетработридей, зарегистрированный у поганок — *Tetrabothrius macrocephalus* — встречается в популяциях, обитающих вблизи морских побережий, а также у других птиц: гагар, гаг (Темирова, Скрябин, 1978). Подавляющее большинство фауны цестод поганок составляют виды отряда Cyclophyllidea. Этот отряд представлен здесь 2 подотрядами и 3 семействами (подотряд Acoleata — семейства Amabiliidae и Dioicocestidae; подотряд Hymenolepidata — семейство Hymenolepididae). Характерно отсутствие у поганок дилепидид: лишь однажды у серощекой поганки в Киргизии был отмечен *Lateriporus clerci* — паразит чаек и утиных (Чибиченко, 1966). За немногими исключениями (*Aploparaksis furcigera*, *Diploposthe laevis*, *Fimbriaria fasciolaris*, *Wardium cirrosa* и некоторые другие Hymenolepididae, паразитирующие преимущественно у утиных), циклофиллидеи, встречающиеся у поганок, являются паразитами, или строго специфичными к этой группе птиц, или общими для гагар и поганок. Так, только у поганок (у 6 обследованных гельминтологически видов рода *Podiceps*) обнаружено 27 видов аколеат, относящихся к 6 родам двух семейств (Рыжиков, Толкачева, 1981). Интересен сам факт столь значительного таксономического разнообразия цестод относительно небольшой и экологически однородной группы птиц. Возможно, это связано с давностью паразито-хозяиных отношений аколеат и поганок: ископаемые остатки последних известны из третичного периода (Карташев, 1974).

Фауна аколеат достаточно богата также у куликов, причем эта группа птиц считается более молодой (Рыжиков, Толкачева, 1981). Отсюда следует, что аколеаты, паразитирующие в поганках, должны быть более специализированными в процессе более длительной совместной эволюции, т. е. они будут менее близки морфологически к предковым формам. Такой вывод, формулированный Б. Е. Быховским (1957) на примере моногеней и их хозяев, справедлив для многих групп паразитов, но, очевидно, оказался слишком «парадоксальным» (выражение Б. Е. Быховского), чтобы стать широко воспринятым паразитологами. Например, К. М. Рыжиков и Л. М. Толкачева (1981), исходя из факта древности поганок, предполагают, что и паразитирующие у них аколеаты ближе к предковым формам, чем аколеаты куликов. В качестве доказательства они отмечают, что у аколеат — паразитоз поганок — еще сохранилась вагина, но аколеаты куликов полностью ее лишены. Вопреки такому мнению, нам представляется, что о близости к предковым формам судят не по тому, имеются ли следы единичного органа

(в данном случае, вагины), а по тому, сохраняется или нет план строения всей женской половой системы. У паразитов куликов — аколеид (семейство Acoleidae) при отсутствии вагины он сохраняется, у паразитов поганок — амабилиид, напротив, преобразуется: происходит формирование особых вторичных женских протоков, а также продольных каналов, связывающих семяприемники соседних члеников. Последнее приводит к интеграции женской половой системы стробилы. Таким образом, формируется совершенно отличный от остальных цестод, в том числе и от прочих представителей данного подотряда, характер системы. Древность аколеат поганок имеет следствием высокую морфологическую специализацию группы.

Из числа гименолепидид специфичными для поганок являются роды *Confluaria* (паразитирование видов этого рода у куликов и утиных рассматривается как факультативное), *Lobatolepis* Yamaguti, 1959 (по Спасскому, 1963 — недостаточно обоснован) и *Parafimbriaria* Voge et Read, 1954, а также вид *Diorchis skarbilowitschi* (Спасская, 1966) Ранее (Спасская, Спасский, 1954) виды рода *Confluaria* относили к роду *Dubininolepis*, объединявшему паразитов гагар и поганок, однако и после выделения рода *Confluaria* хозяевами видов рода *Dubininolepis* продолжают оставаться как гагары, так и поганки. Для более точного разграничения этих родов нужны дополнительные морфологические данные. Так, двойственная структура хоботковых крючьев, описанная у двух видов *Confluaria*, не отмечена для представителей рода *Dubininolepis*; по форме рукоятки крючья этих родов заметно различаются и на рисунках. Возможно, к числу родовых отличий относится и форма хоботка. Основываясь на оригинальном материале и литературных данных, можно предварительно указать, что длина хоботка видов рода *Confluaria* гораздо меньше ширины сколекса этих червей (в нашем материале — соответственно 0.105—0.130 и 0.175—0.210 у *C. furcifera* и 0.175—0.190 и 0.340—0.375 мм у *C. podicipina*), в то время как выставленный хоботок видов рода *Dubininolepis* в длину явно превосходит ширину сколекса (см. Спасская, 1966, рис. 176, 177).

Таким образом, фауна цестод поганок исследована еще недостаточно. Остаются гельминтологически неизученными многие виды этого своеобразного отряда птиц, особенно на американском континенте. Но и морфология цестод поганок Старого Света, в первую очередь гименолепидид, нуждается в более детальном описании, без чего невозможно решение вопросов систематики этих червей.

ЛИТЕРАТУРА

Абласов Н. А. Гельминтофауна домашних и диких водоплавающих птиц Киргизии. Автореф. канд. дис. М., 1953, 13 с.

Абласов Н. А. Гименолепидиды водоплавающих птиц, впервые встречающиеся на территории СССР.— Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН КиргССР, 1955, вып. 4, с. 141—150.

Абласов Н. А. Гельминтофауна водоплавающих птиц Киргизии.— Тр. Ин-та зоологии и паразитологии АН КиргССР, 1957, вып. 6, с. 121—144.

Абласов Н. А., Чибиченко Н. Т Фауна гельминтов диких птиц Киргизии.— В кн.: Птицы Киргизии. Т. 3. Фрунзе, изд-во АН КиргССР, 1961, с. 187—278.
Боргаренко Л. Ф. Гельминты птиц отряда поганок (Podicipediformes) в Таджикистане.— В кн.: Вопр. зоологии Таджикистана. Душанбе, Дониш, 1972, с. 39—47.
Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.— Л., изд-во АН СССР, 1957, 509 с.
Гинецинская Т А. Паразиты пастушковых птиц и поганок Астраханского заповедника.— Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытат., 1952, т. 71, вып. 4, с. 53—72.
Гинецинская Т А., Добровольский А. А. Частная паразитология. Паразитические черви, моллюски и членистоногие. М., Высшая школа, 1978, 292 с.
Дубинина М. Н. Ленточные черви птиц, гнездящихся в Западной Сибири.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1953, т. 15, с. 117—233.
Дубинина М. Н. Ремнецы (Cestoda: Ligulidae) фауны СССР. М.— Л., Наука, 1966, 262 с.
Карташев Н. Н. Систематика птиц. М., Высшая школа, 1974, 368 с.
Максимова А. П. Морфология и цикл развития цестоды Confluaria podicipina (Cestoda: Hymenolepididae).— Паразитология, 1981, т. 15, вып. 4, с. 325—331.
Рыжиков Е. М., Толкачева Л. М. Аколеаты — ленточные гельминты птиц.— В кн.: Основы цестодологии. Т. 10. М., Наука, 1981, 216 с.
Спасская Л. П. Цестоды поганок и гагар Камчатки.— Паразиты животных и растений, вып. 1. Кишинев, Картя Молдовеняска, 1965, с. 119—130.
Спасская Л. П. Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М., Наука, 19966, 698 с.
Спасский А. А. Гименолепидиды — ленточные черви диких и домашних птиц.— В кн.: Основы цестодологии. Т. 2. М., изд-во АН СССР, 1963, 418 с.
Спасский А. А., Спасская Л. П. Построение системы гименолепидид, паразитирующих у птиц.— Тр. ГЕЛАН, 1954, т. 7, с. 55—119.
Темирова С. И., Скрябин А. С. Подотряд Tetrabothriata (Ariola, 1899) Skrjabin, 1940.— В кн.: Основы цестодологии, т. 9. М., Наука, 1978, с. 7—117.

Illescas Gomez M. P., Lopez Roman R. Tatria acanthorhyncha (Wedl., 1855) Mrazek, 1905, parasito intestinal de Podiceps ruficollis Pall.— Rev. Iber. Parasitol., 1980, vol. 40, N 1, p. 11—19.
Jarecka L. Cladocera as intermediate hosts of certain species of Cestoda. Life cycle of Anomotaenia ciliata (Fuhr. 1913) and Hymenolepis furcifera (Krabbe, 1869).— Bull. Acad. Polon. sci., ser. sci. biol., 1958, vol. 6, N 4, p. 157—166.
Joyeux C., Baer J. G. Faune de France. 30. Cestodes. Paris, 1936. 614 p.
Krabbe H. Bidrag til Kundskab om fulgenes Baendelorme.— Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. naturvidenskab. math., 1869, Bd. 6, Aft. 8, p. 251—368.

ON THE CESTODE FAUNA OF GREBES (PODICEPS) OF THE KURISH SPIT

A. K. Galkin

SUMMARY

Tatria acanthorhyncha and *Confluaria podicipina* are recorded for *Podiceps ruficollis* (1 bird examined); *Confluaria furcifera* — for *P. cristatus* (1 bird). Morphological description of tapeworms is given. Type species of the genus *Confluaria* Spasskaja, 1966 — *C. spasskii* Ablasov in Spasskaja, 1966 is synonymized with *Hymenolepis podicipina* Szymanski, 1905. The world cestode fauna of grebes is briefly reviewed.

· ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРЮЧЬЕВ ОНКОСФЕР ЦЕСТОД РОДА PROTEOCEPHALUS (PROTEOCEPHALATA, PROTEOCEPHALIDAE) — ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗ. БАЙКАЛ

О. Т. Русинек

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В последнее время в отечественной и зарубежной литературе уделяется внимание морфологии эмбриональных крючьев цестод (Галкин, 1980; Иешко, 1980; Дубинина, 1982; Hwang, Kates, 1956; Freser, 1960; Hilliard, 1960; Rybicka, 1966; Collin, 1968; Bylund, 1975). Авторы этих работ, с одной стороны, используют морфологию крючьев для более детального описания видов, с другой — пытаются применить ее в качестве дополнительного систематического критерия для диагностики особенно изменчивых видов, определение которых с помощью других признаков часто затруднено (роды *Diphyllobothrium*, *Eubothrium*, *Proteocephalus*).

Занимаясь в 1984—85 гг на оз. Байкал изучением биологии 3 видов цестод рода *Proteocephalus*: *P percae* — паразита окуня, *P exiguus* — паразита сига и омуля, *P thymalli* — паразита сибирского хариуса, мы провели специальное исследование морфологии эмбриональных крючьев этих видов для выяснения возможностей применения ее в систематике протеоцефалид.

Материал был собран в периоды массового созревания гельминтов, которые для *P. percae* приходятся на май, *P exiguus* — на июнь, *P thymalli* — на июль.

При приготовлении глицерин-желатиновых препаратов онкосфер мы использовали рекомендации по обработке моногеней, предложенные А. В. Гусевым (1983). Следует отметить, что, как и в случае с моногенеями, качество препарата определяется расположением крючьев в одной плоскости. Поскольку яйца протеоцефалид трудно раздавить под покровным стеклом, то лучше применять не суспензию яиц, а онкосфер. Яйца необходимо оставить в воде при температуре 22° в течение получаса, обычно этого времени бывает достаточно для того, чтобы онкосферы в массе начали выходить из яиц.

Были измерены крючья 100 онкосфер от 20 стробил для каждого исследуемого вида. Схема измерений взята из работы Е. П. Иешко (1980). Статистической обработке подвергнуты общая длина (*L*) крючка и длина лезвия (*c*), для которых были вычислены средняя арифметическая (X), ошибка средней (S_x), среднее квадратичное

Таблица 1

Оценка различий протеоцефалид Байкала по длине эмбриональных крючьев по критерию Колмогорова—Смирнова

Крючья	*P. percae P. thymalli*	*P. percae P. exiguus*	*P. thymalli P. exiguus*
I пара	9,245	33,62	8,00
II пара	4,805	19,22	8,00
III пара	7,2	11,045	0,405

Примечание. Стандартные значения при разных уровнях значимости равны $\lambda^2 05' = 1{,}84$; $\lambda^2 01' = 2{,}65$.

отклонение (σ), коэффициент вариации (C_v). Достоверность различий устанавливали по критерию Фишера и критерию Колмогорова Смирнова (Плохинский, 1970), применение которых не требует выяснения типа распределения.

Сравнение средних значений размеров крючьев протеоцефалид Байкала (табл. 1) показало, что различия между видами незначительны и составляют 1—2 мкм. Для анализа размерной структуры крючьев были составлены гистограммы по показателю их общей длины (*L*) (рис. 1).

Оказалось, что по I паре крючьев все виды обнаруживают определенное своеобразие. Так для *P. exiguus* наиболее характерны длины 10—11 мкм (91% случаев), для *P. thymalli* — 10—11 и 11—12 мкм (92%), для *P. percae* — 11—12 и 12—13 мкм (69%).

Нельзя не отметить установленный из гистограмм факт, что у каждого изучаемого вида II и III пары крючьев в общем равны. У *Proteocephalus thymalli* II и III пары крючьев в большинстве случаев равны 10—11 мкм (в 72 и 98% случаев соответственно). У *P. percae* II и III пары большего размера, их длина 10—11 и 11—12 мкм (в 99 и 95% случаев). У *P. exiguus* II и III пары по длине несколько меньше, чем таковые *P. thymalli* и *P. percae*. Их размеры в основном 9—10 и 10—11 мкм — для II пары — 85%, для III пары — 93% случаев.

Применение критерия Фишера для сравнения размеров крючьев выявило достоверные отличия у протеоцефалид Байкала по длине I пары крючьев. При этом очень высокий уровень достоверности различий существует между *P. thymalli* и *P. percae* ($F = 3{,}76$), а также между *P. percae* и *P. exiguus* ($F = 3{,}003$). *P. thymalli* и *P. exiguus* достоверно отличаются по II и III парам крючьев ($F = 2{,}70$ и 3,54 соответственно), а *P. thymalli* и *P. percae* — по II паре ($F = 1{,}306$).

Нельзя не отметить особенно высокий уровень достоверности различий, выявленный по критерию Колмогорова—Смирнова. Не достоверными оказались только различия между *P. percae* и *P. thymalli* по III паре крючьев (табл. 1).

Если обратиться к рисункам вариантов крючьев (рис. 2), то убеждаешься, что по форме байкальские протеоцефалиды отличаются между собой. Так, у *P. percae* лезвия и рукоятки крючьев более

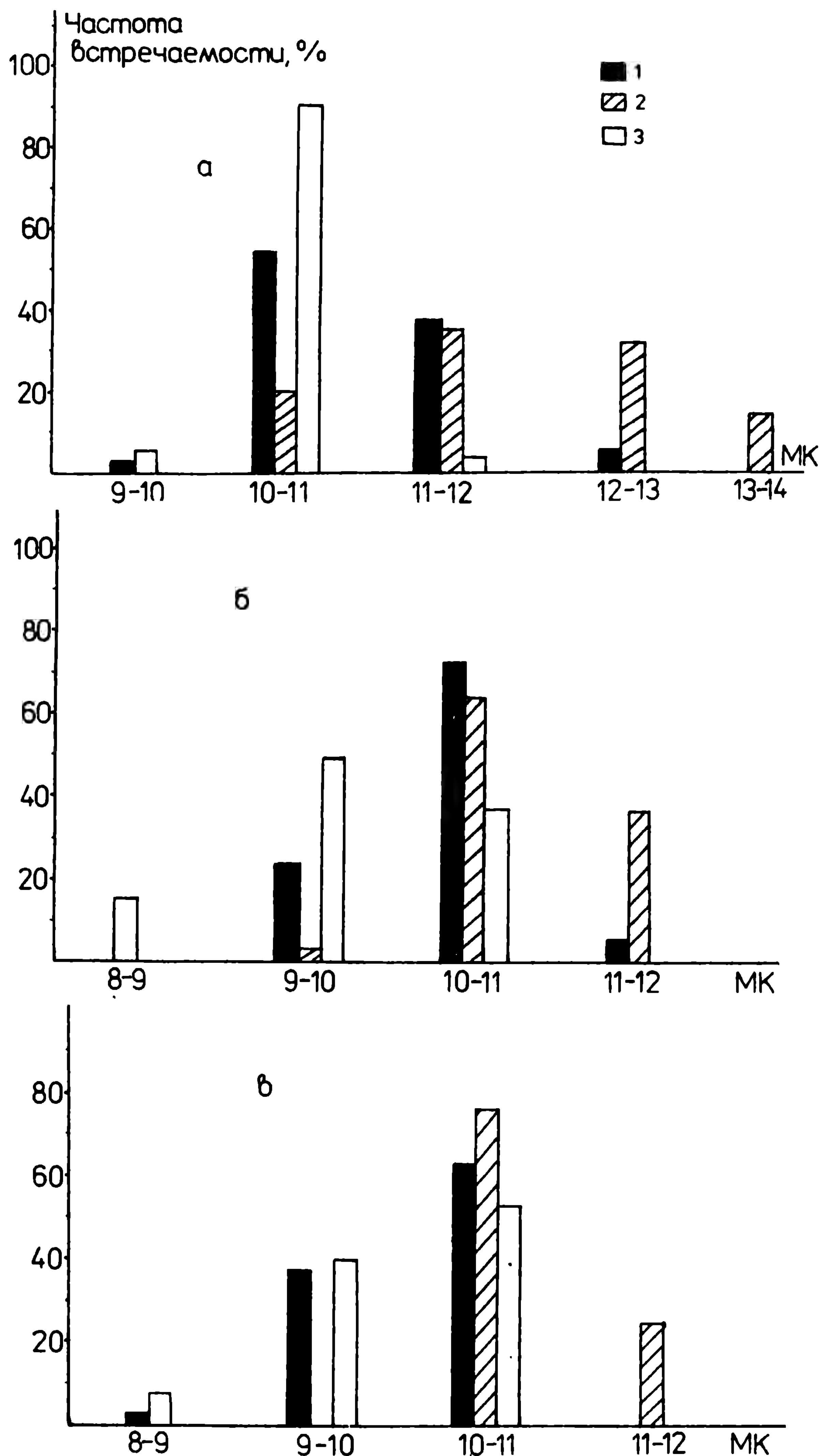


Рис. 1. Размеры эмбриональных крючьев протеоцефалид из рыб оз. Байкал.

а — I пара; *б* — II пара; *в* — III пара.

1 — *Proteocephalus thymalli*; *2* — *P. percae*; *3* — *P. exiguus*.

крупные и грубые по сравнению с *P. thymalli* и *P. exiguus*, у которых эти структуры более тонкие и изящные. Нам удалось выявить несколько вариантов крючьев, отличия между которыми состоят в степени загнутости лезвия, длине рукоятки, отношении длины лезвия к длине крючка.

Сравнение полученных данных с материалами по морфологии эмбриональных крючьев *P. exiguus* и *P. percae* из Карелии (Иешко, 1980) (табл. 2, 3) показало, что средние значения размеров крючьев

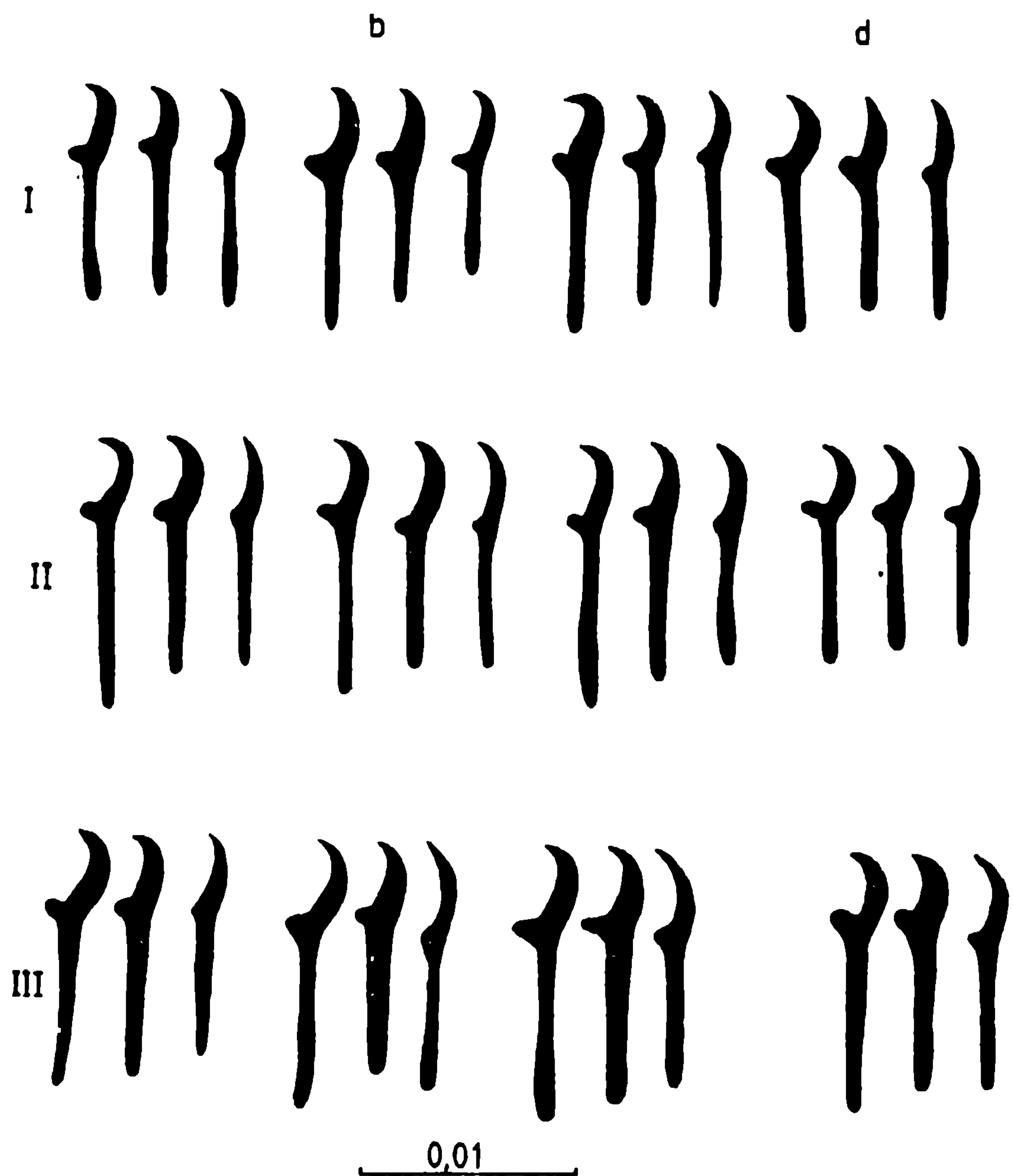


Рис. 2. Крючья онкосфер протеоцефалид.
I — *Proteocephalus exiguus* из омуля; *II* — *P thymalli* из хариуса, *III* — *P. percae* из окуня.

протеоцефалид из Карелии отличаются несколько большими размерами, чем таковые из Байкала. Коэффициенты вариации в целом близки к значениям, полученным нами, что, по нашему мнению, свидетельствует о достаточной стабильности этих структур.

Сравнение крючьев протеоцефалид из Карелии выявило близость *P. percae* из окуня и *P exiguus* из сига. Проведенное нами сравнение по этому показателю 3 видов из Байкала свидетельствует о том, что *P percae* из окуня ближе к *P thymalli* из хариуса, чем *P. exiguus* из омуля, что впрочем не противоречит данным, полученным Е. П. Иешко, поскольку в их материале отсутствовал *P. thymalli*. Близость байкальских протеоцефалид из окуня и хариуса подтверждают данные сравнения половозрелых стадий развития.

Таким образом, проведенное исследование морфологии эмбриональных крючьев *Proteocephalus exiguus*, *P. thymalli*, *P. percae* выявило определенные отличия по всем парам крючьев для каждого вида; применение статистических критериев Фишера и Колмогорова — Смирнова позволило установить достоверность различий между видами по крючьям; из гистограмм были получены сведения о размерной структуре крючьев по каждому виду.

Следует отметить, что отмеченные отличия в размерах и форме эмбриональных крючьев удалось обнаружить на большом материале, который, как правило, у фаунистов ограничен. При этом мы считаем, что полученные данные об эмбриональных крючьях байкаль-

Таблица 2

Изменчивость крючьев онкосфер рода Protepcephalus из рыб оз. Байкал

Крючья		*P. exiguus* (омуль)			*P. percae* (окунь)			*P thymalli* (харнус)		
		$x \pm S_x$	σ	C_v	$X \pm S_x$	σ	C_v	$X \pm S_x$	σ	C_v
I пара	*L*	10,49±0,04 (9,45—11,34)	0,4006	3,81	12,32±0,077 (10,71—14,0)	0,7768	6,30	11,01±0,065 (9,45—12,60)	0,6544	5,94
	C	3,70±0,02	0,2059	5,56	4,12±0,0352	0,3503	8,50	3,77±0,027	0,2798	7,42
II пара	*L*	9,60±0,047 (8,82—10,08)	0,4724	4,92	10,91±0,048 (10,08—12,0)	0,4817	4,40	10,24±0,055 (9,45—10,71)	0,5505	5,37
	C	3,33±0,028 (3,15—3,78	0,2858	8,58	3,75±0,0231 (3,0—4,41)	0,2299	6,13	3,64±0,0302 (3,15—4,41)	0,3024	8,30
III пара	*L*	9,75±0,041 (8,82—10,08)	0,4129	4,23	10,76±0,044 (10,08—11,34)	0,4412	4,10	9,94±0,0476 (8,82—10,71)	0,4763	4,79
	C	3,61±0,027 (3,15—3,78)	0,2763	7,65	4,13±0,0359 (3,10—4,41)	0,3575	8,60	3,62±0,0345 (3,05—4,41)	0,3448	9,52

Таблица 3

Изменчивость крючьев онкосфер рода Proteocephalus (по данным Е. П. Иешко (1980)

Крючья		*P. exiguus* (ряпушка)			*P. exiguus* (сиг)			*P percae* (окунь)		
		$X \pm S_x$	σ	C_v	$X \pm S_x$	σ	C_v	$X \pm S_x$	σ	C_v
I пара	*L*	12,71±0,35	1,74	11,54	13,12±0,13	0,59	4,5	13,66±0,12	0,68	5,0
	C	3,62±0,24	0,399	11,02	3,77±0,75	0,34	9,08	4,1±0,04	0,26	6,3
II пара	*L*	12,32±0,13	1,37	11,12	12,7±0,12	0,54	4,5	12,56±0,11	0,64	5,09
	C	3,8±0,09	0,37	9,77	3,88±0,06	0,25	6,5	4,23±0,05	0,28	6,5

Примечание. Данные о размерах III пары крючьев в работе Е. П. Иешко отсутствуют.

ских протеоцефалид вполне могут быть использованы в диагностике этих видов наряду с другими признаками.

Мы считаем также, что необходимо продолжить исследование морфологии эмбриональных крючьев внутри этого семейства с целью определения таксономического статуса этого признака. Кроме того, представляется актуальным изучение изменчивости эмбриональных крючьев протеоцефалид (наряду с другими признаками) с позиций разрабатываемой теории признака (Яблоков, 1980; 1982), что, в свою очередь, также должно способствовать решению вопросов о таксономической значимости морфологии крючьев, о типе изменчивости данного признака (инвариантный или конвариантный), о филогении внутри семейства Proteocephalidae.

ЛИТЕРАТУРА

Галкин А. К. Цестоды дятловых (Picidae) Куршской косы.— Паразитология, 1980, т. 14, вып. 5, с. 427—438.

Гусев А. В. Методика сбора и обработки материалов по моногенеям, паразитирующим у рыб. Л., Наука, 1983, 46 с.

Дубинина М. Н. Паразитические черви класса Amphilinidae. Л., Наука, 1982, 143 с.

Яблоков А. В. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М., Наука, 1980, 129 с.

Яблоков А. В. Популяционная морфология — пути развития и очередные задачи.— В кн.: Проблемы развития морфологии животных. М., Наука, 1982, с. 90—112.

Bylund G. The taxonomic significance of embrionic hooks in four European Diphyllobothrium specees (Cestoda, Diphyllobothridae) — Acta Zoologica Fennica, 1975, vol. 142, 22 p.

Collin W K. Electrone microscope of muscle and hook systems of hatched oncospheres of Hymenolepis citelli Mc Leod, 1933 (Cestoda, Cyclophyllidea) — J. Parasitol., 1968, vol. 54, p. 74—78.

Freser P. G. The form of larval hooks as a means of separating species of Diphyllobothrium — J. Helmintol., 1960, vol. 34, p. 73—80.

Hilliard D. K. Studies on the helminth fauna of Alaska. The taxonomic significance of eggs and coracidia of some diphyllobothriid cestodes.— J. Parasitol., 1960, vol. 46, p. 703—716.

Hwang J. C. Morphological variations in the embrionic hooks of tapeworms.— J. Parasitol., 1956, vol. 42 (Suppl.), p. 41.

Rybicka K. Embriogenesis in Cestodes.— Advances in Parasitology, 1966, vol. 6, p. 107—184.

VARIABILITY OF ONCOSPHER HOOKS OF THE GENUS PROTEOCEPHALUS (CESTODES, PROTEOCEPHALIDAE) PARASITES OF BAIKAL LAKE FISHES

O. T. Rusinek

SUMMARY

Morphology of oncosphere hooks of three species *Proteocephalus* percae, *P. exiguus* and *P. thymalli* infecting fish of Baikal lake has been studied. Differences in size of the hooks from these species are small but never the less significant. Studies of these structures whithin the *Proteocephalids* are to be continued.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

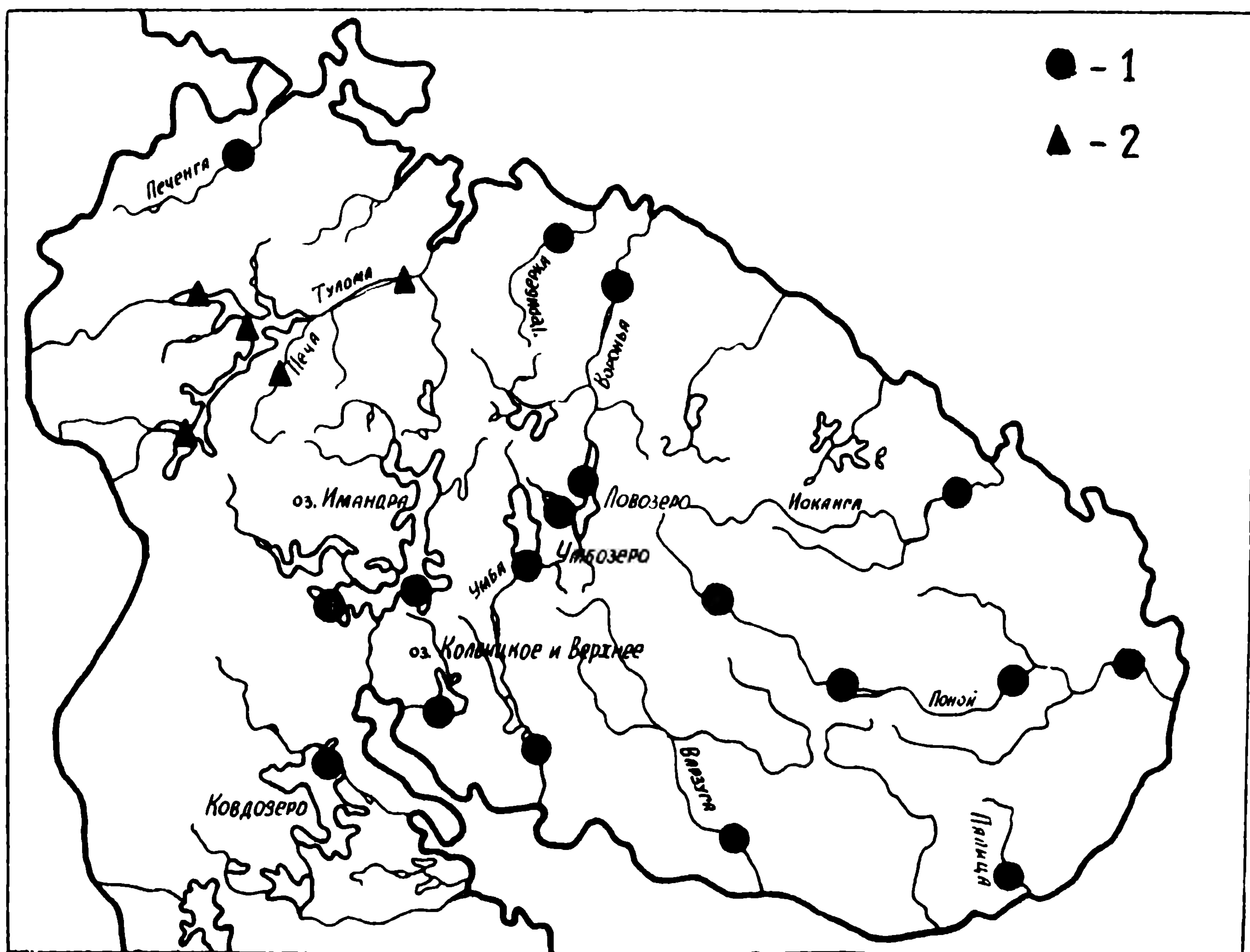
МИКСОСПОРИДИИ РЫБ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

В. К. Митенев

Полярный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии, Мурманск

Детальному изучению миксоспоридий рыб на Европейском Севере положил начало Г К. Петрушевский (1932). Им рассмотрена систематика и клеточная структура ряда видов миксоспоридий от некоторых донных рыб Белого моря. Проведенные спустя два десятилетия исследования паразитофауны Белого (Шульман и Шульман-Альбова, 1953) и Баренцева (Полянский, 1955) морей значительно расширили знания по миксоспоридиям морских рыб. Что касается миксоспоридий пресноводных рыб Европейского Севера, то до 50-х годов сведений о них, помимо находок *Myxosporidia gen.* sp. у семги (Догель, Петрушевский, 1935), *Myxobolus* sp. у хариуса (Дубинин, 1936), *Henneguya zschokkei* у ряпушки (Бауер, 1946), не имелось. Начиная с 50-х годов по настоящее время этот пробел был восполнен данными по миксоспоридиям рыб бассейна Северной Двины (Кудрявцева, 1955), Печоры (Екимова, 1976), пресных водоемов Северной Карелии (Иешко и др., 1982) и Кольского полуострова (Юнчис, 1966; Богданова, 1967, 1976; Митенев, 1971, 1974, 1975, 1977, 1983; Б. Шульман, 1983). Вместе с тем имеющиеся сведения не дают целостной картины по фауне данной группы паразитов для пресных водоемов Крайнего Севера.

В настоящей работе на основании опубликованных и еще неопубликованных материалов сделана попытка дать эколого-географический анализ миксоспоридий рыб Кольского полуострова, их морфофизиологическим адаптивным свойствам, проявления специфичности и распределения этой группы паразитов по фаунистическим комплексам в данном природном регионе. В статье использован материал по паразитам рыб, собранный в 1966—1982 гг в реках Поной, Пялица, Варзуга, Умба, в системе озер Колвицкое и Верхнее, в озерах Имандра, Умбозеро, Безымянное (близ р. Пялица), относящихся к бассейну Белого моря, в реках Печенга, Териберка, Иоканга, в озерах Ловозеро, Сейдозеро (близ Ловозера) и в Серебрянском водохранилище (бассейн р. Воронья), относящихся к бассейну Баренцева моря: включен также материал по миксоспоридиям рыб Ковдозера (близ южной границы Кольского полуострова), собранный в 1983—1984 гг. (см. рисунок). Методом полного паразитологического вскрытия (Догель, 1933), обследовано 2920 экз. 21 вида и 1 подвида рыб. Из них 15 (семга — *Salmo salar*, кумжа — *Salmo*



Картосхема района исследований
1 — автора статьи, *2* — других авторов.

trutta, сиг *Coregonus lavaretus*, ряпушка — *C. albula*, хариус — *Thymallus thymallus*, щука — *Esox lucius*, плотва — *Rutilus rutilus*, елец — *Leuciscus leuciscus*, язь — *L. idus*, лещ — *Abramis brama*, гольян — *Phoxinus phoxinus*, налим — *Lota lota*, колюшка девятииглая — *Pungitius pungitius*, колюшка трехиглая — *Gasterosteus aculeatus*, окунь — *Perca fluviatilis*) оказались зараженными миксоспоридиями. Видовой диагноз был уточнен специалистом по данной группе паразитов С. С. Шульманом (Зоологический институт АН СССР, Ленинград), за что автор приносит ему глубокую благодарность.

Миксоспоридии рыб Туломских водохранилищ и р. Печа, относящихся к бассейну р. Тулома (Баренцевоморский бассейн) даны по материалам Б. С. Шульмана (1983).

Семейство Myxidiidae Thelohan, 1892

1 *Myxidium lieberkuehni* Bütschli, 1882. Повсеместно распространенный вид. Плазмодии и споры обнаружены в мочевом пузыре щуки в Поное у 47 из 50, в Пялице у 16 из 22, в Варзуге у 11 из 15, в Умбе у 15, в Ковдозере у 21, в Колвицком озере у 15, в Умбозере у 15, в Имандре у 15, в Печенге у 1 из 3, в Териберке у 9 из 15, в Иоканге у 11 из 13, в Ловозере у 15, в Серебрянском водохранилище у 14 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность заражения высокая. В По-

ное *M. lieberkuehni* был встречен у 2 щук не только в мочевом пузыре, но и в почках, где вегетативными стадиями являлись округлые цисты диаметром 0,2—0,4 мм. Б. С. Шульман (1983) нашел его в Туломских водохранилищах и в р. Печа.

2. *Myxidium rhodei* Léger, 1905. Обнаружен в почках плотвы в Поное у 23 из 30, в Пялице у 14 из 25, в Варзуге у 12 из 15, в Умбе у 14 из 15, в Ковдозере у 43 из 45, в оз. Верхнем у 15 вскрытых рыб. Также найден у язя в Поное (у 2 из 30), в Умбе (у 1 из 15) и в Ковдозере (у 5 из 18), у ельца в Варзуге (у 1 из 15) и у леща в Ковдозере (у 5 из 15). Вегетативные стадии типа цисты. Высокая интенсивность заражения отмечена только у плотвы в Умбе, в оз. Верхнем и Ковдозере (около тысячи цист на одну рыбу), в остальных случаях она была относительно низкой.

3. *Myxidium salmonis* Kulakowskaja, 1954. На Кольском полуострове редкий вид. Споры и плазмодии найдены в желчном пузыре семги в Поное у 2 из 35, в Пялице у 2 из 30 и в Умбе у 1 из 15, а также кумжи в Териберке у 1 из 15 вскрытых рыб. В Поное у 1 из 2 и в Пялице у 1 из 2 зараженных рыб отмечена локализация этого паразита (помимо желчного пузыря) в желчных протоках, а вместе с этим очень высокая интенсивность инвазии. Внешних патологических изменений в ткани печени не отмечено, однако желчные протоки были сильно набиты творожистой беловатой массой и спорами. Подобные случаи инвазии *M. salmonis*, сопровождающиеся патологическими изменениями печени, ранее отмечались у семги в Белом море (Шульман и Шульман-Альбова, 1953) и в реках Северной Ирландии и Британских островов (Walliker, 1968). Б. С. Шульманом (1983) отмечен в бассейне р. Тулома. Долгое время этот вид относился к *M. oviforme* и по мнению С. С. Шульмана (1966) под этим названием существовало 2 вида, один из которых считался характерным для морских рыб, другой — для проходных и пресноводных лососевых.

4. *Myxidium truttae* Léger, 1930. Споры в небольшом количестве обнаружены в желчном пузыре сига в Умбе у 1 из 15 вскрытых рыб.

5. *Myxidium sp.* Вегетативные стадии не известны. Единичные споры обнаружены в мочевом пузыре сига в Поное у 1 из 47 и кумжи в Сейдозере у 1 из 15 вскрытых рыб. Споры миндалевидной формы с глубоко исчерченными створками и тонким, четко выраженным шовным валиком. На грушевидных полярных капсулах хорошо заметны крышечки. Длина спор 11,4—13,6; ширина 4,3—5,5; толщина 4,0; длина полярных капсул 2,8—4,3; их диаметр 1,9—2,6 микрон. Данный вид сходен с *M. noblei* Konovalov, 1966, но отличается от него глубокой исчерченностью створок, несколько большими размерами спор и меньшими размерами полярных капсул.

6. *Zschokkella nova* Klokačewa, 1914. Обнаружены споры в желчном пузыре язя в Поное у 3 из 30, в Умбе у 4 из 15, в Ковдозере у 10 из 18, в оз. Верхнем у 2 из 3, плотвы в Умбе у 3 из 15, в Ковдозере у 5 из 45, в оз. Верхнем у 1 из 15, леща в Ковдозере у 4 из 15 вскрытых рыб. Также найден у гольяна в Умбе (у 2 из 15), в оз. Колвицком (у 1 из 15), в Умбозере (у 3 из 15), в Имандре (у 1 из 15), в Ловозе-

ре (у 7 из 15), в Сейдозере (у 1 из 15), в Серебрянском водохранилище (у 3 из 15), в Териберке (у 9 из 16) и у окуня в Ковдозере. Интенсивность заражения слабая. Б. С. Шульманом (1983) отмечен в Туломских водохранилищах и в р. Печа.

7 *Zschokkella costata* Kaschkowsky, 1965. Споры в небольшом количестве обнаружены в мочевом пузыре плотвы в Умбе у 3 из 15 и в Ковдозере у 5 из 45 вскрытых рыб.

Семейство Sphaerosporidae Davis, 1917.

8. *Sphaerospora cristata* Schulman, 1962. Споры и плазмодии обнаружены в мочевом пузыре налима в Умбе у 1 из 15, в Ковдозере у 2 из 9, в Умбозере у 6 из 15, в Имандре у 2 из 15, в Ловозере у 6 из 15 и в Серебрянском водохранилище у 4 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность заражения слабая. Б. С. Шульманом (1983) найден в Туломских водохранилищах.

9. *Sphaerospora elegans* Thélohan, 1892. Единичные споры найдены в мочеточниках колюшки девятииглой в Умбозере у 1 из 15, Имандре у 2 из 15, в оз. Безымянном у 1 из 17, в Сейдозере у 1 из 15 и Серебрянском водохранилище у 2 из 15 вскрытых рыб.

10. *Chloromyxum fluviatile* Thélohan, 1892. Споры в небольшом количестве обнаружены в желчном пузыре плотвы в оз. Верхнем у 1 из 15, в Умбе у 1 из 15, а также в желчном пузыре язя в Умбе у 1 из 15 и леща в Ковдозере у 2 из 15 вскрытых рыб.

11. *Chloromyxum mucronatum* Gurley, 1893. Споры и плазмодии найдены в мочевом пузыре в мочеточниках налима в Умбе у 1 из 15, в Умбозере у 5 из 15, в Имандре у 3 из 15, Печенге у 3 из 15. Териберке у 5 из 15 и Серебрянском водохранилище у 4 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность заражения слабая.

12. *Chloromyxum pseudomucronatum* Kaschkovsky in: Schulman, 1966. Споры и плазмодии найдены в мочевом пузыре налима в Умбе у 1 из 15, в Умбозере у 6 из 15, в Имандре у 3 из 15, в Печенге у 1 из 15 и в Серебрянском водохранилище у 3 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность заражения слабая.

13. *Chloromyxum esocinum* Dogiel, 1934. Споры и плазмодии в небольшом количестве обнаружены в желчном пузыре щуки в Поное у 1 из 50, в Пялице у 1 из 22, в Умбе у 5 из 15, в Ковдозере у 1 из 22, в оз. Колвицком у 7 из 15, в Умбозере у 5 из 15, в Имандре у 6 из 15, в Ловозере у 5 из 15 и в Серебрянском водохранилище у 5 из 15 вскрытых рыб. Б. С. Шульманом (1983) указан для Туломских водохранилищ и р. Печа.

14. *Chloromyxum truttae* Leger, 1906. Малоизученный вид. После обнаружения его на Кольском полуострове морфологический диагноз *Ch. truttae* был дополнен В. К. Митеневым (1971), а затем по материалам с невского лосося (Salmo salar) уточнен О. Н. Юнчисом (1979). Споры и плазмодии этого вида нами найдены в желчном пузыре семги в Поное у 1 из 35 и в Варзуге у 1 из 15, а также у кумжи в Поное у 1 из 25 вскрытых рыб. Интенсивность заражения невысокая. Б. С. Шульманом (1983) обнаружен в бассейне р. Тулома.

15. *Chloromyxum coregoni* Bauer, 1948. Споры обнаружены в желчном пузыре сига в Имандре у 3 из 15, в Ловозере у 3 из 45, в Сейдозере у 5 из 15, а также в желчном пузыре ряпушки в Ковдозере у 1 из 15, в Ловозере у 4 из 15 и в Серебрянском водохранилище у 3 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность заражения невысокая.

16. *Chloromyxum dubium* Auerbach, 1908. Споры и плазмодии обнаружены в желчном пузыре налима в Поное у 2 из 28, в Ковдозере у 1 из 9, в оз. Колвицком у 11 из 15, в Умбозере у 10 из 15, в Имандре у 8 из 15, в Печенге у 12 из 15, в Териберке у 6 из 15, в Ловозере у 5 из 15 и в Серебрянском водохранилище у 7 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность заражения невысокая, вместе с тем чаще встречались плазмодии, чем споры. Б. С. Шульманом (1983) отмечен в бассейне р. Тулома.

17 *Chloromyxum mitenevi* B. Schulman, sp. n. (in litt). Единичные споры и плазмодии обнаружены в желчном пузыре плотвы в Пялице у 1 из 25, в Ковдозере у 1 из 45, оз. Верхнем у 1 из 15, в Умбе у 10 из 15 и гольяна в Умбозере у 1 из 15, в Умбе у 1 из 15 и Ловозере у 4 из 15 вскрытых рыб. Б. С. Шульманом (1983) обнаружен в бассейне р. Тулома.

18. *Chloromyxum wardi* Kudo, 1919. Споры в небольшом количестве обнаружены в желчном пузыре сига, в Ковдозере у 1 из 33 вскрытых рыб.

19. *Chloromyxum cristatum* Léger, 1906. Обнаружены споры в желчном пузыре плотвы в Ковдозере у 15 из 45 вскрытых рыб. Интенсивность заражения невысокая.

20. *Chloromyxum* sp. Единичные споры обнаружены в желчном пузыре леща в Ковдозере у 1 из 15 вскрытых рыб.

Семейство Myxobilatidae Schulman, 1953

21. *Myxobilatus legeri* (Cépède, 1905). Споры в небольшом количестве обнаружены в мочевом пузыре леща в Ковдозере у 2 из 15 вскрытых рыб.

22. *Myxobilatus gasterostei* (Parisi, 1912). Обнаружены споры в почках колюшки трехиглой в Варзуге у 1 из 15, и оз. Безымянном у 7 из 15, а также в почках колюшки девятииглой в оз. Колвицком у 10 из 15, у Умбозере у 3 из 15, в Имандре у 1 из 15, в Ловозере у 6 из 15, в Сейдозере у 9 из 15 и оз. Безымянном у 5 из 17 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии слабая.

23. *Myxobilatus schulmani* Mitenev, 1975. Был обнаружен нами в почках колюшки девятииглой в Пялице у 6 из 15 вскрытых рыб и описан, как новый вид (Митенев, 1975). По-видимому, редкий вид. В других водоемах не встречается.

Семейство Myxosomatidae Poche, 1913.

24. *Myxosoma anurum* (Cohn, 1895). Широко распространенный вид. Обнаружен на жабрах щуки в Поное у 22 из 50, в Пялице у 10 из 22, в Варзуге у 14 из 15, в Умбе у 12 из 15, в Ковдозере у 21 из 22,

в оз. Колвицком у 4 из 15, в Умбозере у 10 из 15, в Имандре у 14 из 15, в Териберке у 10 из 15, в Иоканге у 3 из 13, в Серебрянском водохранилище у 1 из 15 и в Ловозере у 8 из 15 вскрытых рыб. Вегетативные стадии в виде цисты. Интенсивность заражения достигала нескольких тысяч цист на одну рыбу. Несмотря на такую высокую инвазию, каких-либо патологических изменений на жабрах рыбы не отмечено. Этот вид отмечен также в бассейне р. Тулома (Б. Шульман, 1983).

25. *Myxosoma dujardini* Thélohan, 1899. Редко встречающийся вид на Кольском полуострове. Очень крупные (до 10 мм) плоские разветвленные цисты со спорами обнаружены на жабрах язя в Поное у 4 из 30 вскрытых рыб. Интенсивность заражения достигала 6 цист на одну рыбу. Ранее был отмечен в Ковдозере (Юнчис, 1966)

Семейство Myxobolidae Thélohan, 1892.

26. *Myxobolus pseudodispar* Gorbunova, 1936. Обнаружен в почках и селезенке плотвы в Поное у 6 из 30, в Пялице у 8 из 25, в Варзуге у 4 из 15, в Умбе у 15, в Ковдозере у 45 и в оз. Верхнем у 15 вскрытых рыб, а также у язя в Ковдозере у 3 из 18 и в оз. Верхнем у 3 вскрытых рыб. В Поное цисты со спорами этого паразита обнаружены на печени язя у 1 из 30 вскрытых рыб, а в оз. Верхнем у плотвы (кроме почек и селезенки) на жабрах и в мышцах. Интенсивность заражения рыб в Поное, Пялице и Варзуге невысокая. В Умбе интенсивность заражения достигала 1300 цист на рыбу. Однако в оз. Верхнем, как плотва так и язь сильно инвазированы вегетативными стадиями *M. pseudodispar* В некоторых случаях насчитывалось более 5 тысяч цист на рыбу. Вместе с тем цисты содержали в себе, как правило, незначительное количество спор. Каких-либо патологических изменений в органах и тканях рыбы не отмечено.

27 *Myxobolus musculi* Keysselitz, 1908. Цисты со спорами обнаружены в селезенке и печени язя в Поное у 11 из 30, в Умбе у 3 из 15, в Ковдозере у 3 из 18 и в оз. Верхнем у 1 из 3, в мышцах ельца в Варзуге у 1 из 15 в селезенке, почках, печени и мышцах плотвы в Ковдозере у 5 из 45, в оз. Верхнем у 3 из 15, в Умбе у 2 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность заражения в большинстве случаев была слабой. Лишь у плотвы в Ковдозере и в оз. Верхнем она достигала соответственно около 1000 и 2000 цист и у язя в Ковдозере до 2300 цист на рыбу.

28. *Myxobolus obesus* Gurley, 1893. Исключительно редкий вид в пределах Ледовитоморской провинции. Единичные цисты со спорами найдены на жабрах язя в Поное у 1 из 30 и в Ковдозере у 1 из 18 вскрытых рыб.

29. *Myxobolus cyprini* Doflein, 1898. На Кольском полуострове имеет ограниченный ареал. Найден в почках плотвы у 2 из 15 и ельца у 15 вскрытых рыб в Варзуге. Интенсивность заражения невысокая.

30. *Myxobolus cyprinicola* Reuss, 1906. Цисты со спорами обнаружены в почках плотвы в Пялице у 1 из 25, в Варзуге у 7 из 15 и в Умбе у 1 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии невысокая.

31. *Myxobolus oviformis* Thélohan, 1882. Редкий вид для полуострова. Единичные цисты со спорами встречены в почках ельца у 2 из 15 вскрытых рыб в Варзуге.

32. *Myxobolus muelleri* Bütschli, 1882. На полуострове распространен в водоемах Беломорского бассейна. Цисты со спорами обнаружены в почках налима в Поное у 6 из 28, на жабрах налима в Пялице у 9 из 11 и в Варзуге у 12 из 15 вскрытых рыб. Споры обнаружены были в мочевом пузыре и в почках налима у 4 из 15 вскрытых рыб в Умбозере. Помимо налима, цисты со спорами *M. muelleri* были найдены на жабрах язя в Поное у 1 из 30, в Умбе у 5 из 15, в Ковдозере у 8 из 18, в почках плотвы в Пялице в 1 из 25, в Умбе у 1 из 15, в Ковдозере у 2 из 45, у леща в Ковдозере у 11 из 15, а также в хрусталике глаза хариуса в Поное у 1 из 61 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии налима во всех случаях была высокой. У карповых она достигала нескольких десятков цист на рыбу.

33. *Myxobolus lotae* Mitenev, 1971. Первоначально был описан по материалам с жабр налима Поноя (Митенев, 1971). Позднее был найден на жабрах налима в этой же реке (в целом у 19 из 28 вскрытых рыб), а также в Ковдозере у 9, в оз. Колвицком у 12 из 15, в Умбозере у 13 из 15, в Имандре у 12 из 15, в Умбе у 5 из 15, в Печенге у 8 из 15, в Териберке у 14 из 15, в Иоканге у 11 из 15, в Ловозере у 7 из 15 и Серебрянском водохранилище у 12 из 15 вскрытых рыб. У налима в Умбозере цисты со спорами были обнаружены, помимо жабр, в ротовой полости. Интенсивность инвазии высокая, особенно в Ковдозере, Умбозере и Териберке, где достигает нескольких десятков тысяч на одну рыбу. Этот вид отмечен в Туломских водохранилищах и в р. Печа (Б. Шульман, 1983).

34. *Myxobolus bramae* Reuss, 1906. Редко встречающийся вид на Кольском полуострове. Споры обнаружены в почках и селезенке язя в Поное у 4 из 30 и в Умбе у 4 из 15 вскрытых рыб. У язя в Поное найдены единичные споры, в Умбе интенсивность заражения достигала 400 цист на рыбу.

35. *Myxobolus neurobius* Schuberg et Schröder, 1905. Споры обнаружены в головном и спинном мозгу хариуса в Умбозере у 14 из 15, в Умбе у 11 из 15, в Ловозере у 11 из 15, в Сейдозере у 6 из 15 и Серебрянском водохранилище у 1 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии невысокая. Б. С. Шульманом (1983) обнаружен в бассейне р. Тулома.

36. *Myxobolus cybinae* Mitenev, 1971. Ранее был описан по понойским материалам с гольяна (Митенев, 1971). На Кольском полуострове распространен повсеместно. В Поное отмечен у 22 из 58, в Пялице у 8 из 15, в Варзуге у 6 из 15, в Умбе у 14 из 15, в оз. Колвицком у 15, в Умбозере у 14 из 15, в Имандре у 15, в Печенге у 9 из 15, в Териберке у 9 из 16, в Иоканге у 13 из 15, в Ловозере у 15, в Сейдозере у 15 и в Серебрянском водохранилище у 14 из 15 вскрытых голья-

нов. Локализуется *M. cybinae* чаще в коже и мышцах, иногда в головном мозгу, на жабрах и в носовых ямках. Вегетативные стадии в виде цист обнаружены только в мышцах. Относительно высокая инвазия (до двухсот цист на рыбу) отмечена у гольяна в оз. Колвицком, Умбозере и в Иоканге. В оз. Безымянном, где из рыб обитают лишь 2 вида колюшек, немногочисленные споры *M. cybinae* были обнаружены в головном мозгу девятииглой колюшки у 4 из 17 вскрытых рыб. В головном и спинном мозгу у девятииглой колюшки обнаружен также в Сейдозере у 10 из 15 и в Имандре у 1 из 15 вскрытых рыб. Б. С. Шульманом (1983) отмечен в бассейне р. Тулома.

37 *Myxobolus elegans* Kaschkovsky in: Schulman, 1966. Редко встречающийся вид. Обнаружен в почках язя в Поное у 12 из 30 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии слабая.

38. *Myxobolus diversicapsularis* Sluchai in: Schulman, 1966. Единичные цисты со спорами обнаружены на жабрах плотвы в Пялице у 1 из 25 и в оз. Верхнем у 2 из 15 вскрытых рыб.

39. *Myxobolus guyenoti* Naville, 1828. По-видимому, исключительно редкий вид. Единичные цисты со спорами обнаружены на жабрах окуня в Умбе у 4 из 15 вскрытых рыб. Ранее в СССР однажды был отмечен в Виштынецких озерах бассейна р. Преголи (Евланов, 1982).

40. *Myxobolus macrocapsularis* Reuss, 1906. Отмечен пока лишь в Умбе. Единичные цисты со спорами обнаружены в мышцах язя у 5 из 15 вскрытых рыб.

41. *Myxobolus rutili* Donec et Tozyjakova, 1984. Редкий вид. Единичные цисты со спорами обнаружены на жабрах плотвы в Умбе у 6 из 15 вскрытых рыб.

42. *Myxobolus dispar* Thélohan, 1985. Обнаружены споры в небольшом количестве в селезенке плотвы в Ковдозере у 15 из 45 вскрытых рыб. Ранее здесь же был отмечен О. Н. Юнчисом (1966).

43. *Henneguya pungitii* Achmerov, 1953. На полуострове редко встречающийся вид. Единичные цисты со спорами встречены на жабрах колюшки девятииглой в Пялице у 2 из 16 и оз. Безымянном у 3 из 17 вскрытых рыб.

44. *Henneguya zschokkei* (Gurley, 1894). Цисты со спорами найдены в мышцах сига в Ковдозере у 1 из 33, в оз. Колвицком у 1 из 15, в Умбозере у 1 из 15, в Ловозере у 4 из 45, в Сейдозере у 2 из 15, в Печенге у 1 из 15, а также в мышцах ряпушки в Ковдозере у 1 из 15, в Имандре у 1 из 15 и в Ловозере у 1 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии обычно не превышала 20 цист на одну рыбу. Лишь у одного сига на Ковдозере отмечено 30 крупных (2×4 см) цист. Единичные споры были обнаружены в Умбозере в мышцах и на жабрах гольяна у 2 из 15, в мочевом пузыре и на жабрах налима у 2 из 15 и в почках колюшки девятииглой у 1 из 15 вскрытых рыб. Этот вид также отмечен в бассейне р. Тулома (Бауер, 1947; Б. Шульман, 1983). Ранее был обнаружен в Ковдозере (Юнчис, 1966).

45. *Henneguya creplini* (Gyrley, 1894). Обнаружен на жабрах окуня в Поное у 2 из 49, в Пялице у 1 из 25, в Умбе у 1 из 15, в Ковдозере у 40 из 60, в оз. Колвицком у 1 из 15, в Умбозере у 5 из 15, в Ловозере у 4 из 15, Серебрянском водохранилище у 3 из 15 и в Печенге у 1 из 15 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии почти везде слабая, лишь в Умбозере она достигает от 14 до 96, а в Ковдозере до 583 цист на рыбу. Исключительным случаем служит находка цисты со спорами этого специфичного окуневого паразита на стенке мочевого пузыря плотвы в Пялице у 1 из 25, а также небольшое количество спор в мышцах, в желчном и мочевом пузырях плотвы в Ковдозере у 2 из 45 вскрытых рыб. Этот вид указан для бассейна р. Тулома (Б. Шульман, 1983).

46. *Henneguya psorospermica* Thélohan, 1895. Цисты со спорами встречены на жабрах щуки в Поное у 3 из 50, в Пялице у 2 из 22, в Умбе у 2 из 15, в Варзуге у 1 из 15, в Ковдозере у 6 из 22, в оз. Колвицком у 1 из 15, в Имандре у 4 из 15, в Ловозере у 4 из 15, в Серебрянском водохранилище у 1 из 15, в Териберке у 2 из 15, и в Иоканге у 3 из 13 вскрытых рыб. Интенсивность инвазии не превышала 23 цист на рыбу. Этот вид обнаружен также в бассейне р. Тулома (Б. Шульман, 1983).

47 *Thelohanellus oculileucisci* (Trojan, 1909). Цисты со спорами обнаружены в стекловидном теле и пигментном эпителии глаза гольяна в Варзуге у 2 из 15, в Умбе у 1 из 15, в Иоканге у 8 из 15, в Ловозере у 2 из 15, у язя в Ковдозере у 1 из 18 и у леща там же у 1 из 15, а также у плотвы в Умбе у 1 из 15 и в Ковдозере у 1 из 45 вскрытых рыб. Интенсивность заражения в Иоканге достигала 17 цист на рыбу, в остальных случаях она была ниже.

Кроме вышеназванных видов, для водоемов Кольского полуострова отмечены также *Chloromyxum thymalli* (Юнчис, 1966) и *Myxosoma cerebralis* (Богданова, 1967). Таким образом, вся фауна миксоспоридий здесь насчитывает в настоящее время 49 видов. Не исключена возможность, что в данном регионе еще могут встретиться некоторые виды миксоспоридий. Тем не менее приведенный список можно считать исчерпывающим.

Несмотря на общую качественную обедненность фауны паразитов рыб на полуострове (Митенев, 1974; 1979; Митенев, Шульман, 1975), миксоспоридии оказались наиболее многочисленной группой. Такое многообразие сохранившихся здесь видов указывает на наличие у данной группы паразитов различных морфо-физиологических адаптивных свойств (Шульман, 1966; Donec. et al., 1978; Донец, 1979 а, б). Вместе с тем исторически сложившиеся экстремальные условия на Кольском полуострове оказали здесь сильное влияние, прежде всего, на распространение миксоспоридий по водоемам, что, в свою очередь, обусловлено значительным различием в них гидрологического режима, состава ихтиофауны и гидрофауны в целом, поэтому фауна миксоспоридий в отдельно взятых водоемах далеко не одинакова. Широко распространенными оказались лишь отдельные виды, паразитирующие у типичных хищников, как *Myxidium lieberkuehni*, *Myxosoma anurus*, *Henneguya psorospermica* (у щуки),

Chloromyxum dubium, *Myxobolus lotae* (у налима). Из миксоспоридий, паразитирующих на карповых, повсеместное распространение получил лишь *Myxobolus cybinae* с гольяна. Тем не менее они у карповых представлены значительно богаче по сравнению с таковыми у других рыб. Например, у плотвы, язя и леща обнаружено соответственно 16, 11 и 8 видов, однако они не получили широкого расселения в данном регионе, как и их хозяева. С другой стороны, казалось бы, обилие лососевых в водоемах полуострова должно было повлечь за собой и широкое распространение свойственных для них видов. Однако такие типичные для них миксоспоридии, как *Myxidium salmonis*, *M. truttae*, *Chloromyxum truttae*, *Ch. coregoni*, *Ch. thymalli*, *Ch. wardi*, *Myxosoma cerebralis* оказались здесь редкими видами. А что касается широкоспецифичного лососевого вида *Henneguya zchokkei*, то он лишь иногда встречается у сига и ряпушки в Ковдозере, Умбозере, Имандре, Сейдозере и Ловозере, Колвицком озере, а также в р. Печенга. Вместе с тем в Умбозере отмечен переход этого паразита на не свойственных для него рыб: гольяна, налима, колюшку девятииглую. Несколько своеобразно ведет себя специфичный окуневый паразит *Henneguya creplini*. Хотя этот вид и распространен на полуострове относительно широко, однако оказался весьма малочисленным (за исключением Умбозера и Ковдозера, где отмечена относительно высокая инвазия окуня). В р. Пялица, а затем в Ковдозере этот вид был встречен у необычного хозяина плотвы. У плотвы в Пялице циста со спорами этого паразита была обнаружена на стенке мочевого пузыря, а в Ковдозере отмечены споры в мочевом, желчном пузырях и в мышцах. Не менее интересной оказалась находка специфичного гольянового паразита *Myxobolus cybinae* на девятииглой колюшке в небольшом Безымянном озере, в котором нет типичного хозяина.

Адаптивные свойства у миксоспоридий особо проявляются в плавучести их спор и тесной связи этого явления с экологией хозяев. Как и следовало ожидать в озерах и водохранилищах, они представлены преимущественно видами с медленно опускающимися спорами (табл. 1). Однако качественный состав их далеко не идентичен. Например, в системе Колвицкого и Верхнего озер, а также в Ковдозере относительно высокий численный состав видов с медленно опускающимися спорами поддерживается за счет *Myxidium rhodei*, *Zschokkella costata*, *Chloromyxum fluviatile*, *Ch. cristatum*, *Chloromyxum sp.*, *Myxobilatus legeri* и *Henneguya psorospermica*, которыми рыбы (в данном случае плотва, щука и лещ) заражаются при приеме пищи с растений, из толщи воды и у дна. В Умбозере, Имандре и Серебрянском водохранилище эта группа паразитов выравнивается в основном за счет *Sphaerospora cristata*, *Chloromyxum mucronatum* и *Ch pseudomucronatum*, которые приобретаются налимом при приеме им пищи у дна. Кроме того у колюшки девятииглой в Умбозере отмечен *Sphaerospora elegans*. В оз. Безымянном миксоспоридии с медленно опускающимися спорами сохранились только за счет специфичных колюшковых видов.

Что касается миксоспоридий с промежуточными и быстро опускающимися спорами, то в Ковдозере, системе Колвицкого и Верхнего озер качественный состав их поддерживается карповыми паразитами *Myxobolus pseudodispar*, *M. musculi*, *M. diversicapsularis*, *M. dispar*, *M. obesus*, а в других озерах, Туломских и Серебрянском водохранилищах за счет лососевых и хариусовых *Myxidium salmonis*, *Chloromyxum truttae*, *Ch. thymalli*, *Myxobolus neurobius* и широко специфичного вида *Myxobolus muelleri*. В Безымянном озере отмечен только один с быстро опускающимися спорами повсеместно распространенный на полуострове гольяновый вид *Myxobolus cybinae*, но обнаруженный здесь, о чем упоминалось выше, у девятииглой колюшки.

Таким образом, несмотря на относительную сбалансированность видов миксоспоридий по плавучести спор, отмечается значительное качественное различие этих паразитов по отдельно взятым озерам. Такой характер распределения миксоспоридий объясняется также некоторым различием в них ихтиофауны. Например, почти во всех озерах, а также в Туломских и Серебрянском водохранилищах отсутствует язь, плотва и лещ, которые обитают в Ковдозере, а язь и плотва — в системе Колвицкого и Верхнего озер. В названных озерах нет хариуса. Щука и окунь исключительно редко встречаются в Сейдозере. В оз. Безымянном обитают лишь 2 вида колюшек. На видовое различие миксоспоридий в рассматриваемых озерах и водохранилищах могли оказать влияние и такие причины, как гидрологический режим и другие абиотические факторы.

Особое своеобразие наблюдается в распределении миксоспоридий по плавучести спор в реках полуострова. Но, прежде всего, следует заметить, что здесь, как и в озерах, на видовом составе миксоспоридий отразилось распространение рыб. В исследованных реках Баренцевоморского бассейна из карповых имеется только гольян, в то время, как в некоторых реках Беломорского бассейна, кроме него, обитают плотва, язь и елец. В Пялице и в исследованных реках Баренцевоморского бассейна (за исключением р. Печи) отсутствует хариус. Здесь же в Иоканге нет окуня, а в Териберке сига, поэтому многие компоненты из фауны миксоспоридий в тех или иных водоемах, особенно в реках, впадающих в Баренцево море, отсутствуют. Несмотря на отмеченную некоторую разнородность ихтиофауны, а вместе с этим и разнородность фауны миксоспоридий в реках полуострова, тем не менее здесь выявляется определенная закономерность в распределении этих паразитов по плавучести спор.

Используя этот признак, реки Кольского полуострова можно условно разделить на два типа. К первому следует отнести относительно крупные полноводные реки со слабой прогреваемостью воды в вегетационный период. Из рассматриваемых рек к нему относятся Умба, Поной, Варзуга, Иоканга. Ко второму типу принадлежат (в данном случае Пялица, Печенга, Печа, Териберка) мелководные быстро прогревающиеся реки. Вместе с тем те и другие характеризуются множеством порогов, чередующихся плесами почти на всем своем протяжении. Исключение составляют Поной, в верхнем

участке которой русло имеет слабый уклон, и лишь в низовьях она заканчивается сильными порогами, и Умба, изобилизующая проточными озерами и плесами.

От прогреваемости рек, т. е. от температурного фактора, зависит вязкость воды, которая, в свою очередь, непосредственно влияет на плавучесть спор. Как показал С. С. Шульман (1966), Изменение температуры воды, и, следовательно, изменение ее вязкости могут благоприятствовать или препятствовать обитанию тех или иных видов миксоспоридий в водоеме. В реках Варзуга, Умба, Поной и Иоканга с относительно меньшей прогреваемостью воды и более мощным ее потоком доминируют виды с быстро опускающимися и промежуточными спорами (табл. 2). Тенденция к уменьшению видов с медленно опускающимися спорами особенно проявляется в порожистой Варзуге. В Иоканге, расположенной в зоне крайне суровых климатических условий и с более обедненной ихтиофауной, из 6 найденных видов 3 оказались с быстро опускающимися спорами. Несколько сглаженной оказалась картина распределения видов по плавучести спор в Умбе и Поное. Хотя в этих реках и не очень высокий процент видов с медленно опускающимися спорами, вместе с тем не наблюдается преимущества видов с быстро опускающимися спорами. Это явление объясняется тем, что верхний участок Поноя, о чем упоминалось выше, имеет слабый уклон русла, которое чередуется широкими плесами, а Умба богата мелководными проточными озерами, что, в свою очередь, создало в этих реках условия для существования многообразия экологических форм рассматриваемых групп миксоспоридий. Однако в низовьях Поноя, изобилующего порогами, обнаружено всего 7 видов, из которых 2 оказались с медленно опускающимися спорами.

Противоположный характер распределения миксоспоридий по плавучести спор наблюдается в Пялице, Печенге, Пече и Териберке, относящихся ко второму типу рек (табл. 2). Здесь виды с быстро опускающимися спорами не превышают 25%, тогда как виды с медленно опускающимися спорами составляют абсолютное большинство. В этих малых реках, хотя они и являются порожистыми, имеется множество мелководных хорошо прогреваемых плесов и заводей, где могут задерживаться в толще воды и скапливаться на растениях и у дна медленно опускающиеся и промежуточные споры. С другой стороны, адаптацию миксоспоридий с медленно опускающимися спорами здесь в значительной степени обусловил способ приема пищи рыбами. Как показали паразитологические данные, в малых реках Кольского полуострова сильно обеднены зоопланктон и бентос (Митенев, 1977). Однако этот дефицит в трофическом звене для рыб компенсируется воздушными насекомыми, которые изобилуют здесь в реках как на стадии личинки, так и взрослых форм, падающих на воду Поэтому вполне очевидно, что в малых реках рыбы берут пищу не только со дна, но в значительной степени (особенно в период массового появления насекомых) с поверхности и из толщи воды, что и оказало влияние на увеличение здесь видов миксоспоридий с медленно опускающимися спорами. Вместе с тем

Таблица 1

Распределение миксоспоридий по плавучести их спор в озерах и водохранилищах Кольского полуострова

Плавучесть спор	Ковдозеро		оз. Имандра		оз. Колвицкое и Верхнее		оз. Умбозеро		оз. Безымянное		оз. Сейдозеро		оз. Ловозеро		Туломские водохранилища		Серебрянское водохранилище	
	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%
Медленно опускающиеся	15	60,0	11	68,75	10	58,8	11	64,7	3	75,0	6	75,0	11	64,7	9	60,0	9	60,0
Промежуточные	5	20,0	3	18,75	4	23,5	3	17,65	—	—	1	12,5	3	17,65	3	20,0	3	20,0
Быстро опускающиеся	5	20,0	2	12,5	3	17,7	3	17,65	1	25,0	1	12,5	3	17,65	3	20,0	3	20,0
Всего	25	100	16	100	17	100	17	100	4	100	8	100	17	100	15	100	15	100

Таблица 2

Распределение миксоспоридий по плавучести их спор в реках Кольского полуострова

Плавучесть спор	р. Умба		р. Поной		р. Варзуга		р. Иоканга		р. Пялица		р. Печенга		р. Печа		р. Териберка	
	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%
Медленно опускающиеся	12	44,4	7	35,0	4	26,7	2	33,3	8	50,0	5	62,5	7	50,0	4	44,4
Промежуточные	7	25,9	7	35,0	5	33,3	1	16,7	5	31,2	1	12,5	4	28,6	3	33,3
Быстро опускающиеся	8	29,6	6	30,0	6	40,0	3	50,0	3	18,8	2	25,0	3	21,4	2	22,3
Всего	27	100	20	100	15	100	6	100	16	100	8	100	14	100	9	100

можно предположить, что в этот период у некоторых миксоспоридий происходит выход спор в воду.

По характеру погружения спор в воде, способу питания рыб, гидрологическим особенностям водоемов, представляется возможным охарактеризовать существующие на Кольском полуострове фаунистические комплексы миксоспоридий. За основу в распределении миксоспоридий по фаунистическим комплексам и их экологическим группам взята концепция З. С. Донец (1979б). В соответствии с этим вся фауна миксоспоридий полуострова распределяется между тремя фаунистическими комплексами: бореальным равнинным, бореальным предгорным, арктическим пресноводным (табл. 3). В первый из них входят три экологические группы: бореальная равнинная, верхне-третичная, понто-каспийская. Выделена также солоноватоводная группа, которую З. С. Донец (1979б) не относит к какому-либо комплексу.

Несмотря на суровые климатические условия на Кольском полуострове, наибольший удельный вес здесь составляют элементы бореального равнинного комплекса. Вместе с тем из этого комплекса в водоемах полуострова смогли сохраниться наиболее эврибионтные виды, которые адаптировались к среде второго порядка через эколого-фаунистическую перестройку основных хозяев-рыб.

Из рыб в этом комплексе как известно преобладают карповые (преимущественно Leuciscinae) и окуневые, видовой состав которых здесь резко уменьшился, а в большинстве водоемов, о чем упоминалось выше, они представлены единичными видами. При этом окунь получил более широкое распространение. Карповые в этом комплексе представлены здесь плотвой, язем, ельцом (имеется только в Варзуге) и лещом (имеется только в Ковдозере), ареал которых ограничен отдельными водоемами, относящимися к Беломорскому бассейну. Одна лишь щука распространена повсеместно. Таким образом, резкое сокращение состава и сужение ареала отдельных видов ихтиофауны этого комплекса с одной стороны, обеднение трофических звеньев (зоопланктон, бентос), с другой, а также резкая смена гидрологического режима и других абиотических факторов значительно повлияли на качественный состав миксоспоридий. Поэтому лишь в Ковдозере, в системе Колвицкого и Верхнего озер, в реках Умба, Варзуга, Поной и Пялица, в которых встречаются карповые, отмечено преимущество видов бореального равнинного комплекса. Катастрофически обеднен этот комплекс в реках Баренцевоморского бассейна, где сохранились лишь некоторые виды со щуки и *Henneguya creplini* с окуня. Вместе с тем в водоемах полуострова отдельные бореально-равнинные паразиты перешли на рыб, относящихся к бореальному предгорному комплексу. Например, *Zschokkella nova*, помимо плотвы, язя и леща, был обнаружен у гольяна в озерах Колвицком и Умбозере, а также в Териберке и бассейне р. Тулома, тем самым получив широкое распространение. А такой типично бореально-равнинный вид как *Thélohanellus oculileucisci*, часто встречается у гольяна. Сюда проникли с типично теплолюбивых рыб верхнетретичные *Myxobolus cyprini*, *M. cyprini-*

Таблица 3

Миксоспоридии рыб Кольского полуострова

Виды миксоспоридий	Фаунистические комплексы и группы	Плавучесть спор	Беломорский бассейн									Баренцевоморский бассейн							
			Ковдозеро	оз. Имандра	Колвицкое и Верхнее оз.	Умбозеро	Безымянное оз.	р. Умба	р. Варзуга	р. Пялица	р. Поной	Серебрянское водохр.	Туломские водохр.	Ловозеро	Сейдозеро	р. Печенга	р. Печа	р. Териберка	р. Иоканга
Myxidium lieberkuehni	БР	М	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
M. rhodei	БР	М	+	+	+	+		+	+	+	+			+		+	+	+	+
Zschokkella nova	БР	М	+	+	+	+		+			+	+	+	+	+		+	+	
Choloromyxum fluviatile	БР	М	+		+			+											
Ch. esocinum	БР	М	+	+	+	+		+		+	+	+	+	+			+		
Ch. mitenevi	БР	М	+		+	+		+		+			+	+			+		
Ch. cristatum	БР	М	+																
Myxosoma anurus	БР	П	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+			+	+	+
M. dujardini	БР	П									+								
Myxobolus pseudodispar	БР	П	+		+			+	+	+	+								
M. musculi	БР	П	+		+			+	+		+								
M. oviformis	БР	Б							+										
M. muelleri	БР	Б	+			+		+	+	+	+								
M. bramae	БР	Б						+			+								
M. elegans	БР	Б									+								
M. diversicapsularis	БР	Б			+					+									
M. guyenoti	БР	Б						+											
M. dispar	БР	Б	+																
Henneguya creplini	БР	М	+		+	+		+		+	+	+	+	+		+	+		
H. psorospermica	БР	М	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+			+	+	+
Thelohanellus oculileucisci	БР	Б	+					+	+					+					+
Zschokkella costata	НБР	М	+					+											
Myxobilatus legeri	НБР	М	+																
Myxobolus cyprini	ВТ	Б							+										
M. cyprinicola	ВТ	П						+	+	+									
M. macrocapsularis	ВТ	Б						+											

M. obesus	ПК	П	+										+												
M. rutili	ПК	Б								+															
Myxidium salmonis	БП	П								+		+	+					+					+	+	
M. truttae	БП	П								+															
Chloromyxum truttae	БП	Б									+		+												
Ch. thymalli	БП	П		+																					
Myxosoma cerebralis	БП	П									+	+													
Myxobolus neurobius	БП	П						+		+					+			+		+	+		+		
M. cybinae	БП	Б		+		+		+	+	+	+	+	+		+			+		+	+	+	+	+	+
Myxidium sp.	Н	М											+								+				
Chloromyxum sp.	Н	М	+																						
Sphaerospora cristata	АП	М	+	+				+		+					+			+		+					
Chloromyxum mucronatum	АП	М		+				+		+					+							+		+	
Ch. pseudomucronatum	АП	М		+				+		+					+							+			
Ch. dubium	АП	П	+	+		+		+					+		+			+		+		+	+	+	
Ch. coregoni	АП	М	+	+											+					+	+				
Ch. wardi	АП	Б	+																						
Myxobolus lotae	АП	Б	+	+		+		+		+			+		+			+		+		+	+	+	+
Henneguya zschokkei	АП	М	+		+		+		+										+		+	+	+	+	
Sphaerospora elegans	СВ	М		+				+	+											+	+				
Myxobilatus gasterostei	СВ	М		+		+		+	+		+									+	+				
M. schulmani	СВ	М										”													
Henneguya pungitii	СВ	М							+			+													

Условные обозначения. *БР* — бореальный равнинный, *НБР* — неясный бореальный равнинный, *ВТ* — верхнетретичный, *ПК* — понто-каспийский, *БП* — бореальный предгорный, *Н* — неопределенный, *АП* — арктический пресноводный, *СВ* — солоноватоводный; *М* — медленно опускающиеся, *П* — промежуточные, *Б* — быстро опускающиеся

cola, *M. macrocapsularis* а также понто-каспийские *Myxobolus obesus* и *M. rutili*.

Бореальный предгорный комплекс слагается из холодолюбивых оксифильных, а также реофильных форм. Из рыб на полуострове к нему относится кумжа, форель, хариус, гольян, однако форель здесь оказалась не зараженной миксоспоридиями. Поскольку ареал хариуса здесь ограничен определенными водоемами, типичные предгорные *Ch. thymalli* и *Myxobolus neurobius* не получили широкого распространения, один лишь *Myxobolus cybinae* с гольяна распространен здесь повсеместно. Вместе с тем некоторые виды миксоспоридий этого комплекса (*Myxidium salmonis*, *Chloromyxum truttae*, *Myxosoma cerebralis*) были обнаружены на представителе арктической фауны — семге, *Myxidium truttae* — у сига, а *Myxobolus cybinae* — на представителе солоноватоводной фауны, девятииглой колюшке.

Относительно молодой арктический пресноводный комплекс по численности видов занимает равное положение с бореальным и предгорным комплексом, однако на его развитие в условиях Кольской Субарктики повлияло, по-видимому, гидрологическое своеобразие водоемов, в результате чего он также не получил широкого распространения. Лишь в Ковдозере, Имандре, Умбозере, Ловозере, Серебрянском водохранилище и Печенге оказались благоприятными условия для большинства представителей этой группы паразитов. В остальных водоемах, как это видно из табл. 3, они встречаются относительно редко, а в Варзуге, Пялице и оз. Безымянном вовсе не обнаружены. И хотя в ихтиофауне арктического пресноводного комплекса большинство составляют лососевые, однако из них лишь у ряпушки и сига были обнаружены в некоторых водоемах *Chloromyxum coregoni*, *Ch. wardi* и *Henneguya zschokkei*. Абсолютное же большинство миксоспоридий этого комплекса представлено здесь типичными налимьими видами. Более того, отмечены случаи перехода лососевого *H. zschokkei* на налима, а также на гольяна и колюшку девятииглую, относящихся к другим экологическим группам.

Слабо изученные солоноватоводные паразиты с колюшек не отнесены к какому-либо фаунистическому комплексу, тем более, что до настоящего времени не известно, являются ли они элементами пресноводного происхождения.

Таким образом, полученные зоогеографические данные по миксоспоридиям водоемов Кольского полуострова и имеющиеся таковые по близрасположенным регионам — Северной Двине и Печоре (Кудрявцева, 1955; Шульман, 1966; Екимова, 1976), Южной и Северной Карелии (Шульман и др., 1974; Иешко и др., 1982) позволяют проследить характер становления этой группы паразитов в водоемах северо-запада Европейской части СССР (табл. 4). К сожалению, значительная часть водоемов европейского севера изучена слабо, или совсем не изучена, однако общее представление о фауне миксоспоридий по этой географической зоне могут дать приведенные данные. Как видно из таблицы, в бассейнах рек Северной Двины

Таблица 4

Состав фауны миксоспоридий рыб северо-запада Европейской части СССР

№№ пп	Фаунистические комплексы и группы	Северная Двина и Печора		Карелия				Кольский полуостров			
				Балтийский бассейн		Беломорский бассейн		Беломорский бассейн		Баренцевоморский бассейн	
		количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%	количество видов	%
1.	Бореальный равнинный	24	92,3	32	71,1	23	74,2	28	57,1	8	38,1
	а) исходные бореальные равнинные	—	—	—	—	1	3,2	—	—	—	—
	б) бореальные равнинные	19	73,1	22	48,9	18	58,1	21	42,8	8	38,1
	в) неясные бореальные равнинные	—	—	1	2,2	—	—	2	4,1	—	—
	г) верхнетретичные	2	7,7	2	4,4	1	3,2	3	6,1	—	—
	д) понто-каспийские	3	11,5	7	15,6	3	9,8	2	4,1	—	—
2.	Бореальный предгорный	—	—	1	2,2	1	3,2	7	14,3	3	14,3
3.	Арктический пресноводный	1	3,8	5	11,1	6	19,3	8	16,3	7	33,3
4.	Солоноватоводные	—	—	1	2,2	—	—	4	8,2	2	9,5
5.	Неопределенные	1	3,8	6	13,3	1	3,2	2	4,1	1	4,8
	Всего	26	100	45	100	31	100	49	100	21	100

и Печоры абсолютное их большинство представлено бореальным равнинным комплексом. Лишь одним видом представлен здесь арктический пресноводный комплекс. В водоемах Карелии намечаются значительное уменьшение представителей бореального равнинного комплекса и, напротив, тенденция к увеличению арктических и появлению оксифильных бореальных предгорных видов. Что касается водоемов Кольского полуострова, то здесь в относительно небольшом по площади природном регионе (около 140 тыс. км^2) произошла глубокая качественная перестройка данной группы паразитов. Прежде всего, это выражено сильной контрастностью в распределении миксоспоридий в водоемах Беломорского и Баренцевоморского бассейнов (табл. 4) Как видно из таблицы, несмотря на значительное общее по полуострову снижение уровня бореального равнинного комплекса, в водоемах Баренцевоморского бассейна катастрофически уменьшается число видов этого комплекса. Здесь полностью отсутствуют элементы теплолюбивой фауны, однако отмечен относительный рост арктического пресноводного комплекса. В водоемах полуострова, относящихся к Беломорскому бассейну, напротив, отмечается относительное богатство миксоспоридий. Здесь по отношению к южным широтам европейского севера лишь бореальный равнинный комплекс обеднен за счет теплолюбивых форм. Что касается бореального предгорного и арктического пресноводного комплексов, то по численности видов они превосходят таковых в Северной Карелии и занимают значительный удельный вес в Циркумполярной области.

В заключение следует отметить, что сложные исторические условия заселения водоемов полуострова и их гидрологические различия оказали сильное влияние на формирование и распределение ихтиофауны в целом и на паразитов рыб. Вместе с тем на основании зоогеографического анализа миксоспоридий можно проследить общие закономерности формирования гидрофауны данного региона. Миксоспоридии, эволюция которых тесно связана с окунеобразными и карповыми рыбами, в общих чертах развивались вместе со всей гидрофауной и, в первую очередь, со своими хозяевами-рыбами (Донец, 1979б) В водоемы Кольского полуострова не смогли проникнуть теплолюбивые формы окуневых и карповых рыб, в результате чего бореально-равнинная, прежде всего, теплолюбивая фауна паразитов не получила здесь широкого развития.

Тем не менее обнаруженные на полуострове с типично теплолюбивых рыб верхне-третичные и понто-каспийские виды миксоспоридий указывают на то, что некоторые представители теплолюбивой ихтиофауны (например, лещ *Abramis brama*, современная северная граница которого проходит по Ковдозеру) при климатическом оптимуме в период голоцена могли проникнуть и обитать некоторое время на территории полуострова. А сохранившиеся здесь теплолюбивые виды миксоспоридий, перешедшие на других хозяев-рыб, свидетельствуют о проявлении у этих паразитов более стойких морфо-физиологических адаптивных признаков, чем у их

хозяев. На это указывает и тот пример, что в оз. Безымянном, где обитают лишь 2 вида колюшек, обнаружен типичный гольяновый паразит *Myxobolus cybinae*, который адаптировался к создавшимся экстремальным условиям (в результате вымирания своего основного хозяина — гольяна), перейдя на девятииглую колюшку. В целом в фауне миксоспоридий на Кольском полуострове преобладают виды, приуроченные к эврибионтным холодоустойчивым хозяевам-рыбам и адаптировавшиеся к среде второго порядка.

ЛИТЕРАТУРА

Бауер О. Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР.— Тр. Лен. о-ва естествоисп., 1946, т. 69, вып. 4, с. 7—20.

Богданова Е. А. Фауна паразитов семги (Salmo salar L.), кеты (Oncorhynchus keta W.) и горбуши (O. gorbuscha W.) на рыбоводных заводах Заполярья.— Изв. ГосНИОРХ, 1967, т. 63, с. 173—188.

Богданова Е. А. Паразиты и инвазионные болезни лососевых на рыбоводных заводах Севера и Северо-Запада СССР и мероприятия по их профилактике.— Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 105, с. 130—140.

Догель В. А. Проблемы исследования паразитологии рыб. (Методика ихтиопаразитологических исследований).— Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1933, т. 62, вып. 3, с. 247—268.

Догель В. А., Петрушевский Г. К. Опыт экологического исследования паразитофауны беломорской семги.— Вопросы экологии и биоценологии, 1935, вып. 1, с. 137—169.

Донец З. С. Эволюция миксоспоридий.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979а, т. 87, с. 28—41.

Донец З. С. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1979б, т. 87, с. 65—90.

Дубинин В. Б. Исследования паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни.— Учен. зап. Ленингр. гос. ун-та, 1936, № 7, сер. биол., вып. 3, с. 31—48.

Кудрявцева Е. С. Паразитофауна рыб реки Сухоны и Кубенского озера.— Автореф. канд. дис. Л., ЛГУ, 1955, 17 с.

Митенев В. К. Новые и малоизученные виды миксоспоридий из рыб Кольского полуострова.— Паразитология, 1971, т. 5, вып. 6, с. 556—558.

Митенев В. К. Два новых вида паразитов рыб Myxobilatus schulmani sp. n. и Apiosoma longiciliaris sp. n. водоемов Кольского полуострова.— Паразитология, 1975, т. 9, вып. 5, с. 459—461.

Митенев В. К. К эколого-географическому анализу фауны паразитов рыб рек Кольского полуострова.— В кн.: Матер. рыбохоз. исследов. Северного басс. вып. 21, Мурманск, изд. ПИНРО, 1974, с. 134—141.

Митенев В. К. Паразитофауна рыб реки Пялицы.— Тр. ПИНРО, 1977, т. 32, с. 59—76.

Митенев В. К. Эколого-географические особенности паразитофауны рыб Кольского полуострова.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, 1979, изд. ТГУ, с. 119—132.

Митенев В. К. Адаптивные свойства миксоспоридий рыб Кольского полуострова.— Паразитология, 1983, т. 17, вып. 2, с. 89—94.

Митенев В. К., Шульман Б. С. Моногенеи с рыб некоторых пресноводных водоемов Кольского полуострова.— Паразитология, 1975, т. 9, вып. 3, с. 220—226.

Евланов И. А. Паразитофауна рыб водоемов Калининградской области и ее значение при их рыбохозяйственном использовании. Автореф. канд. дис. М., МГУ, 1982, 22 с.

Екимова И. В. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры.— В кн.: Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск, Средне-Уральское кн. изд-во, 1976, с. 50—68.

Иешко Е. П., Малахова Р. П., Голицина Н. Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной.— В кн.: Экология па-

разитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, изд. Карельского филиала АН СССР, 1982, с. 5—25.
(Петрушевский Г К.) G. K. Petruschewsky. Zur Sistematik und Cytologie der Myxosporidia aus einigen Fischen des Weiβen Meers.— Archiv für Protistenkunde, 1932, Bd 78, H. 3, S. 543—556.
Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря.— Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1955, т. 19, с. 5—170.
Шульман Б. С. Экологические особенности паразитофауны рыб бассейна реки Туломы (Кольский полуостров). Автореф. канд. дисс. Баку, 1983, 20 с.
Шульман С. С. Миксоспоридии фауны СССР. М.— Л. Наука, 1966, 507 с.
Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. М.— Л., изд. АН СССР, 1953, 198 с.
Шульман С. С., Малахова Р. П., Рыбак В. Ф. Сравнительно экологический анализ паразитов рыб озер Карелии. Л., Наука, 1974. 108 с.
Юнчис О. Н. Паразитофауна рыб Ковдозерского водохранилища и Имандры.— В кн.: Рыбы Мурманской области. Мурманск, Мурм. кн. изд-во, 1966, с. 130—134.
Юнчис О. Н. Морфология и биология Chloromyxum truttae (Leger) — возбудителя заболевания молоди невского лосося (Salmo salar).— Тр. ВНИИПРХ, 1979, вып. 23, с. 88—95.

Donec Z. S., Podlipaev S A., Schulman S. S. Iodinophilous Vacuoli and Ecology of Freshwater Myxosporidia.— Acta protozool. Polon., 1978, vol. 17, N 1, p. 125—132.
Walliker D. Studies on Myxidium oviforme, a myxosporidia parasite of Irish salmon, Salmo salar.— Parasitology, 1968, vol. 58, p. 839—844.

MYXOSPORIDIA OF FISH OF KOLA PENINSULA

V. K. Mitenev

SUMMARY

In 7 lakes, 3 reservoirs and 8 rivers of Kola peninsula 49 species of Myxosporidia have been found. In has been shown that variability of their distribution depends on the fauna of fish and other aquatic organisms, as well as on the variability of hydrological features and other abiotic factors. Parasites of warm water fishes, which no more exist in these water bodies such as *Myxobolus obesus*, *M. rutili*, *M. macrocapsularis*, *M. cyprini* and *M. cyprinicola* show a high adaptability to the hard climatical conditions. For instance some of these species infect fishes which are no specific hosts of such in the southern regions.

ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ КОПЕПОДЫ (CRUSTACEA, COPEPODA) РЫБ РОДА SEBASTES (SCORPAENIDAE)

В. Н. Казаченко

Тихоокеанский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Владивосток

Паразитические копеподы Мирового океана изучены еще недостаточно полно. Обычно статьи о них посвящены описанию новых для науки видов (например, Cressey, 1969; Kabata, Wilkes, 1977 и др.), паразитам отдельных видов рыб (Yamaguti, 1936; Гусев, 1951; Sekerak, 1970; Казаченко и др., 1972 и др.) или систематическим группам копепод (Ho, 1970; Авдеев, Авдеев, 1975); зачастую последняя категория статей является региональной (например, Kabata, 1967; Ho, 1971; Dojiri, 1981 и др.). Работ, посвященных паразитическим копеподам отдельных систематических групп хозяев, очень мало (Cressey, Collette, 1970; Cressey, Cressey, 1980); сводки по паразитическим копеподам рыб рода *Sebastes* отсутствуют. Род *Sebastes* содержит 98 видов, обитают они от прибрежных вод до глубины 50 м (Снытко, 1979). Большинство из них — ценные промысловые объекты.

Нами учтено 87 литературных источников, в которых имеются сведения о паразитических копеподах рыб этого рода. В систематической части приведены сведения о всех хозяевах, на которых зарегистрированы копеподы; названия хозяев приведены по литературным данным без систематических и номенклатурных поправок; современное написание видовых названий рыб рода *Sebastes* дано по Миллер и Леа (Miller, Lea, 1972) и Харт (Hart, 1973).

В настоящую статью включены результаты обработки сборов паразитических копепод рыб рода *Sebastes*, исследованных в морских экспедициях сотрудниками лаборатории паразитологии морских животных ТИНРО в северной части Тихого океана. Паразитические копеподы от рыб рода *Sebastes* имелись в сборах экспедиций № 2, 8, 13, 16, 42, 48, 49 (сведения об этих экспедициях см. Курочкин, 1974), а также № 59 (1973, НПС «Академик Берг», северо-западная часть Тихого океана и Чукотское море) и № 101 (1982, НПС «Посейдон», северо-восточная часть Тихого океана). Всего обследовано 768 экз. рыб, относящихся к 23 видам; из них заражено 278, что составляет 36,2%.

1. Семейство Bomolochidae

1. Bomolochus cuneatus Fraser, 1920

1 экз. у 1 из 91 обследованных *Sebastes diploproa* в северо-восточной части Тихого океана, ноябрь 1967 г.

Этот вид зарегистрирован на *Clupea harengus pallasi*, *Cymatogaster aggregata*, *Damalichthys vacca*, *Embiotoca jacksoni*, *E. lateralis*, *Gasterosteus aculeatus*, *Leuresthes tenuis*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *Phanerodon furcatus*, *Racochilus vacca* и *Zalembius rosaceus* в Охотском море, заливе Аляска, в водах Британской Колумбии и Калифорнии (Fraser, 1920; Маркевич, 1956; Vervoort, 1964; Kabata, 1971; Ho, 1983).

S. diploproa — новый хозяин *B. cuneatus*.

2. Holobomolochus venustus Kabata, 1971

Вид описан Кабатой (Kabata, 1971) из северо-восточной части Тихого океана от *Sebastes caurinus* и *Scorpaenichthys marmoratus*; известен из этого же района от *Sebastes elongatus*, *S. maliger*, *S. pinniger*, *S. ruberrimus* (Sekerak, Arai, 1977).

3. Holobomolochus spinulus (Cressey, 1969)

Syn.: *Bomolochus spinulus* Gressey, 1969

Зарегистрирован в северо-восточной части Тихого океана у *Leptocottus armatus*, *Oligocottus maculosus*, *Oxylebius pictus*, *Scorpaena guttata*, *Sebastes mystinus* и *S. serranoides* (Gressey, 1969; Kabata, 1971).

2. Семейство Chondracanthidae

4. Acanthochondria deltoidea (Fraser, 1920)

Syn.: *Chondracanthus delteoideus* Fraser, 1920

Вид известен от *Sebastes melanops*, *Hexagrammos decagrammus*, *H. stelleri* из северо-восточной части Тихого океана (Fraser, 1920; Margolis, Arthur, 1979).

5. Chondracanthus nodosus (Mueller, 1777)

Syn.. *Lernaea nodosa* Mueller, 1777; *Chondracanthus williamsoni* T Scott, 1909

Известен из северной части Атлантического океана от *Sebastes marinus*, *S. mentella* и *S. norvegicus* (T. Scott, A. Scott, 1913; Wilson, 1920, 1932; Leigh-Sharpe, 1933; Stephensen, 1940; Янулов, 1962; Williams, 1963; Templeman, 1967; Ho, 1971; Гаевская, Умнова, 1977, Kabata, 1979)

6. Chondracanthus pinguis Wilson, 1912

Syn.: *Ch. slastnicovi* Gussev, 1951

1—31 экз. в жаберной полости, на жаберных тычинках и жаберных лепестках у 26 из 267 *Sebastes alutus*; 1—19 экз. на жабрах, в жаберной полости у 43 из 91 *S. diploproa*; 1—11 экз. на жабрах, в жаберной полости у 8 из 14 *S. entomelas*; 1 экз. в жаберной полости 1 из 5 *S. flavidus*; 1—6 экз. в жаберной полости у 8 из 24 *S. goodei*; по 1 экз. в жаберной полости, на жаберных лепестках у 3 из 60 *S.jordani*; 1—13 экз. в жаберной полости у 17 из 52 *S. melanops*; 3—16 экз. в жаберной полости у 5 из 16 *S. mystinus*; 2 экз. в жаберной полости у 1 из 29 *S. ovalis*; по 1 экз. в жаберной полости у 2 из 15 *S. polyspinis*; 4 экз. на жабрах у 1 из 45 *S. proriger*; 1—5 экз. в жаберной и ротовой полостях у 15 из 49 *S. rubrivinctus*; в январе—июле и сентябре—декабре 1967—1969, 1971—1973 гг., мае—июне 1982 г. в северо-восточной и северо-западной частях Тихого океана.

Зарегистрирован в северо-восточной и северо-западной частях Тихого океана на *Anoplarchus atropurpureus*, *Hexagrammos decagrammus*, *Scorpaenichthys marmorata*, *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. auriculatus*, *S. babcocki*, *S. borealis*, *S. brevispinis*, *S. caurinus*, *S. ciliatus*, *S. crameri*, *S. diploproa*, *S. entomelas*, *S. flavidus*, *S. glaucus*, *S. maliger*, *S. melanops*, *S. pinniger*, *S. polyspinis*, *S. proriger*, *S. reedi*, *S. ruberrimus*, *S. zacentrus* (Wilson, 1912; Fraser, 1920; Гусев, 1951; Маркевич, 1956; Kabata, 1968; Sekerak, 1970; Казаченко и др., 1972; Sekerak, Arai, 1977; Margolis, Arthur, 1979; Moles, 1982).

Sebastes goodei, *S. jordani*, *S. mystinus*, *S. ovalis* и *S. rubrivinctus* — новые хозяева *Ch. pinguis*.

7 Chondracanthus triventricosus Sekèrak, 1970

1—12 экз. у 10 из 267 *Sebastes alutus*; 3—8 экз. у 4 из 10 *S. brevispinis*; 1 экз. у 1 из 91 *S. diploproa*; 2 экз. у 1 из 4 *S. flavidus*; 2 экз. у 1 из 18 *S. zacentrus* в северо-восточной части Тихого океана; июль, сентябрь—октябрь 1969 и 1971 гг. Все копеподы локализовались в подкожном пространстве верхнечелюстной кости.

Известен от *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. babcocki*, *S. brevispinis*, *S. caurinus*, *S. ciliatus*, *S. crameri*, *S. diploproa*, *S. flavidus*, *S. helvamaculatus*, *S. maliger*, *S. polyspinis*, *S. proriger*, *S. reedi*, *S. ruberrimus*, *S. variegatus*, *S. zacentrus* из северо-восточной части Тихого океана (Sekerak, 1970; Sekerak, Arai, 1977; Moles, 1982).

8. Strabax monstrosus Nordmann, 1864

Зарегистрирован в Атлантическом океане (36°41 N, 14°03 W), у южной Африки (порт Ст. Джон), у Анголы и в Средиземном море на *Sebastes* sp., *Pontinus accraensis*, *Scorpaena porcus*, *S. scrofa* и *Scorpaenodes guamensis* (Brian, 1912; Barnard, 1955; Delamare-Deboutteville, Ruivo, 1958; Capart, 1959; Ho, 1970).

3. Семейство Philichthyidae

9. Colobomatus kyphosus Sekerak, 1970

1—13 экз. у 6 из 267 *Sebastes alutus*; 1—2 экз. у 4 из 49 *S. rubrivinctus* в северо-восточной части Тихого океана в сентябре—октябре 1971 г. Паразиты локализовались в полостях лобных костей.

Описан от *S. alutus* из северо-восточной части Тихого океана (Sekerak, 1970); известен из этого же района от *S. aleutianus*, *S. alutus*, *S. babcocki*, *S. borealis*, *S. brevispinis*, *S. caurinus*, *S. ciliatus*, *S. crameri*, *S. diploproa*, *S. elongatus*, *S. entomelas*, *S. flavidus*, *S. maliger*, *S. nigrocinctus*, *S. pinniger*, *S. polyspinis*, *S. proriger*, *S. reedi*, *S. ruberrimus*, *S. variegatus*, *S. zacentrus* (Sekerak, Arai, 1977; Moles, 1982).

S. rubrivinctus — новый хозяин *C. kyphosus*.

10. *Sarcotaces arcticus* Collett, 1874

3 экз. у 1 из 267 *Sebastes alutus*; 1—4 экз. у 2 из 4 *S. flavidus* в северо-восточной части Тихого океана в апреле 1967 г. и в августе 1971 г. Паразиты находились в капсулах, которые располагались в полости тела рыб у анального отверстия.

Известен из северо-восточной части Тихого океана от *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. flavidus*, *S. ruberrimus* (Kuitunen-Ekbaum, 1949; Liston et al., 1960; Sekerak, 1970; Kabata, 1970b; Авдеев, Авдеев, 1975; Hoskins et al., 1976; Hoskins, Hulstein, 1977; Moles, 1982).

4. Семейство Caligidae

11. Caligus centrodonti Baird, 1850

Syn.: *C. abbreviatus* Kroyer, 1863

Распространен у берегов Англии, Норвегии и в Черном море; хозяева: *Sebastes marinus*, *Crenilabrus ocellatus*, *C. pavo*, *Pagellus bogaraveo* (=*C. centrodontus*), *Labrus* sp., *L. bergylta* (Heegaard, 1943; Маркевич, 1956; Margolis et al., 1975; Kabata, 1979).

12. Caligus clemensi Parker et Margolis, 1964

Зарегистрирован на *Sebastes caurinus*, а также на *Clupea pallasi*, *Gasterosteus aculeatus*, *Hexagrammos* sp., *Hydrolagus colliei*, *Oncorhynchus gorbuscha*, *O. keta*, *O. kisutch*, *O. nerka*, *Oncorhynchus* sp., *Salmo gairdneri*, *Theragra chalcogramma* у тихоокеанского побережья Канады (Margolis et al., 1975; Sekerak, Arai, 1977; Margolis, Arthur, 1979). Фразером (Fraser, 1920) был найден на *Sebastes* sp. у острова Ванкувер и неверно определен как *Caligus gurnardi* Kroyer, 1863.

13. Caligus curtus Mueller, 1785

Syn.: *C. piscinus* (Linné, 1781 partim); *C. muelleri* Leach, 1816; *C. bicuspidatus* Nordmann, 1832; *C. americanus* Pickering et Dana, 1838; *C. elegans* Beneden, 1851; *C. aeglefini* Croyer, 1863; *C. fallax* Kroyer, 1863.

Зарегистрирован на 40 видах рыб в северной части Атлантического океана, в том числе и на *Sebastes norvegicus* (Parker et al., 1968; Kabata, 1979); специфичный паразит тресковых рыб (Margolis, et al., 1975).

14. Caligus orientalis Gussev, 1951

Syn.: *C. japonicus* Gussev in Isakova-Keo, 1952

Описан из северо-западной части Тихого океана (залив Петра Великого) от *Sebastes taczanowskii*, *Sebastes* sp., *Hexagrammos octogrammus*, *Hyporhamphus sajori*, *Leuciscus brandti*, *Limanda aspera*, *Mugil soiuy* (Гусев, 1951; Margolis et al. 1975).

15. Lepeophtheirus chantoni Gussev, 1951

Зарегистрирован на *Sebastes taczanowskii*, *Gymnocanthus herzensteini* и *Hypomesus japonicus* в северо-западной части Тихого океана (залив Петра Великого, о. Сахалин, о. Хоккайдо) (Гусев, 1951).

16. Lepeophtherius chilensis Wilson, 1905

Известен из прибрежных вод Чили от *Sebastes* sp., *S. oculatus*, *S. prognatus*, *Graus nigra* и ската (Wilson, 1905; Stuardo, Fagetti, 1961).

17 Lepeophtheirus longipes Wilson, 1905

Известен от *Sebastes maliger*, *Paralabrax clathratus* и *Stereolepis gigas* из северо-восточной части Тихого океана (Wilson, 1905, 1921; Lee, 1975).

18. Lepeophtheirus oblitus Kabata, 1973

Известен от *Sebastes alutus*, *S. caurinus*, *S. helvamaculatus*, *S. maliger*, *Sebastes* sp., *Hexagrammos decagrammus*, *H. stelleri* из вод Британской Колумбии (Kabata, 1973; Lee, 1975; Sekerak, Arai, 1977; Margolis, Arthur, 1979).

19. Lepeophtheirus parviventris Wilson, 1905

Syn.: *L. septentrionalis* Townsend, 1938

Зарегистрирован в северной части Тихого океана (от Японии до Калифорнии) на *Anoplarchus crusta dalli* (=*A. atropurpureus*), *Anoplopoma fimbria*, *Aspicottus bison* (=*Enophrys bison*), *Enophrys diceraus*, *Eopsetta jordani*, *Gadus morhua macrocephalus*, *Hetero-*

stichus rostratus, *Hexagrammos decagrammus*, *Hipoglossus stenolepis* (halibut), *Irido semicinctus*, *Lepidopsetta bilineata*, *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, *Platichthys stellatus*, *Pleurogrammus monopterigius*, *Raja binoculata*, *R. rhina*, *Scorpaenichthys marmoratus*, *Sebastes pinniger*, *S. rubrivinctus*, *Theragra chalcogramma*, *Urobatis halleri* (=*Urolophus halleri*), а также в составе планктона (Wilson, 1905, 1908, 1912, 1920, 1924, 1935, 1950; Fraser, 1920; Yamaguti, 1936; Гусев, 1951; Маркевич, 1956; Казаченко и др., 1972; Kabata, 1973).

20. Lepeophtheirus paulus Cressey, 1969

Зарегистрирован в северо-восточной части Тихого океана (Калифорния, Британская Колумбия) на *Sebastes diploproa*, *S. flavidus*, *S. maliger*, *S. nigrocinctus*, *S. ruberrimus* и *S. serriceps* (Cressey, 1969; Kabata, 1973; Sekerak, Arai, 1977).

21. Lepeophtheirus salmonis (Kroyer, 1837)

Syn.: *Caligus salmonis* Kroyer, 1837; *C. vespa* Edwards, 1840; *C. strömii* Baird, 1848; ?*C. pacificus* Gissler, 1883; *Lepeophtheirus uenoi* Yamaguti, 1939.

Обитает в северных частях Тихого и Атлантического океанов на лососевых рыбах родов *Oncorhynchus*, *Salvelinus* и *Salmo*, зарегистрирован также на *Acipenser transmontanus*, *Ammodytes hexapterus*, *Leuciscus brandti*, *Sebastes rubrivinctus*, *Thunnus pelamis* (Neresheimer, 1909; Wilson, 1920; Heegaard, 1943; Гусев, 1951; Ахмеров, 1954; Казаченко и др., 1972; Kabata, 1973).

5. Семейство Pennellidae

22. Haemobaphes cyclopterina (Fabricius, 1780)

Syn.: *Lernaea cyclopterina* Fabricius, 1780

Циркумполярный вид, зарегистрирован на рыбах родов *Sebastes*: *S. marinus* и *S. norvegicus*, а также на *Agonus cataphractus*, *Artediellus uncinatus*, *Boreogadus saida*, *Careproctus longispinnis*, *Cottus dubius*, *C. norvegicus*, *Cyclogaster ingens*, *Eumicrotremus spinosus*, *Gymnelis viridis*, *Hippoglossoides platessoides*, *Icelus bicornis*, *Liparis lineatus*, *L. reinhardti*, *L. tunicatus*, *Lumpenus lumpretaeformis*, *Lycenchelys sarsi*, *L. verrilli* , *Lycodes vahlii*, *Mallotus villosus*, *Merlangus*, *merlangus*, *Merluccius merluccius*, *Myoxocephalus lilljeborgi*, *M. scorpioides*, *M. scorpius*, *M. s. groenlandicus*, *Pholis gunnelus*, *Ph. fasciatus*, *Taurulus bubalis* (T. Scott, 1902; A. Scott, 1904; T. Scott, A. Scott, 1913; Wilson, 1917, 1920, 1922, 1932; Hansen, 1923; Leigh-Sharpe, 1933; Heegaard, 1947; Маркевич, 1956; Gooding, Humes 1963; Тытар, Казаченко, 1976; Kabata, 1979; Margolis, Arthur, 1979).

23. Haemobaphes diceraus Wilson, 1917

Syn.: *H. theragrae* Yamaguti, 1939

По 1 экз. у 2 из 267 *Sebastes alutus*; 1 экз. у 1 из 18 *S. zacentrus* в северо-восточной части Тихого океана в сентябре—октябре 1971 г.

Паразиты локализовались в жаберной полости, шея проникала в кровеносные сосуды жаберных дуг, затем в брюшную аорту, голова достигала сердца хозяина.

Зарегистрирован в северо-восточной и северо-западной частях Тихого океана на *Sebastes alutus*, *S. zacentrus*, *Chaeturichthys sciistius*, *Cymatogaster aggregata*, *Gadus morhua macrocephalus*, *Theragra chalcogramma* (Wilson, 1917; Yamaguti, 1939; Гусев 1951; Маркевич, 1956; Kabata, 1967; Казаченко, 1969; Grabda, 1975; Sekerak, Arai, 1977; Margolis, Arthur, 1979).

24. Peniculus asinus Kabata et Wilkes, 1977

1 экз. около глаза у 1 из 45 *Sebastes proriger*; по 1 экз. у основания брюшных и грудных плавников у 3 из 49 S. rubrivinctus в северо-восточной части Тихого океана; ноябрь 1967, февраль 1968 и июль 1969 г.

Описан от *Sebastes brevispinis*, *S. flavidus* и *S. proriger* из северо-восточной части Тихого океана (Kabata, Wilkes, 1977), известен из этого же района от *S. alutus*, *S. babcocki*, *S. brevispinis*, *S. crameri*, *S. proriger*, *S. reedi* (Sekerak, Arai, 1977).

S. rubrivinctus — новый хозяин *P. asinus*.

25. Peniculus clavatus (Mueller, 1779)

Syn.: *Lernaea clavata* Mueller, 1779

Известен от *Sebastes marinus*, *S. mentella*, *S. norvegicus* и *Triglops pingelii* у побережий Гренландии, Исландии, Массачусеттса и в северо-западной атлантике (Wilson, 1917, 1920, 1932; Stephensen, 1940, Янулов, 1962; Williams, 1963; Гаевская, Умнова, 1977).

6. Семейство Sphyriidae

26. Sphyrion laeve (Quoy et Gaimard, 1823)

Syn.: *Chondracanthus levis* Quoy et Gaimard, 1823; *Lesteira kroyeri* Thomson, 1889; *Sphyrion delagei* Quidor, 1912

Основным хозяином этого вида паразита является *Genypterus blacodes*, также зарегистрирован на *Sebastes marinus*, *Cyclopterus lumpus*, ?*Atractoscion* sp., *Gadus* sp. и на неопределенных до вида хозяевах у Австралии, Новой Зеландии, Южной Африки, в заливах Эребус и Террор (Антарктика) (Thomson, 1889; Bassett-Smith, 1899; Wilson, 1919; Leigh-Sharpe, 1928; Heegaard, 1943; Barnard, 1955; Казаченко, 1972; Hewitt, Hine, 1972).

27 Sphyrion lumpi (Kroyer, 1845)

Syn.: *Lestes lumpi* Kroyer, 1845; ?*Sphyrion norvegicum* Thor, 1900

Паразиты рыб рода *Sebastes*: *S. marinus*, *S. mentella*, *S. viviparus*, зарегистрирован также на *Anarhichas lupus*, *A. denticulatus*, *Antimora australis*, *A. rostrata*, *Cottunculus inermis*, *Cyclopterus*

lumpus, *Gadus morhua macrocephala*, *Haloporphyrus viola*, *Laemonema laureysi*, *Macrourus berlax*, *Macrurus* sp., *Nematonurus goodei* и *Reinhardtius hippoglossoides* в северной части Атлантического океана, в Баренцевом море, у побережья южной Африки и Анголы (T. Scott, A. Scott, 1913; Wilson, 1919, 1920, 1932; Leigh-Sharpe, 1928, 1933; Nigrelli, Firth, 1939; Stephensen, 1940; Najarian, 1952; Barnard, 1955; Полянский, 1955; Маркевич, 1956; Capart, 1959; Templeman, Squires, 1960; Jara, 1961; Янулов, 1962; Priebe, 1963, 1965; Williams, 1963; Kelly, Barker, 1965; Squires, 1966; Templeman, 1967, 1973; Jones, Matthews, 1968; Гаевская, Умнова, 1977; Kabata, 1979; Margolis, Arthur, 1979).

7. Семейство Lernaeopodidae

28. Clavella parva Wilson, 1912

Syn.: *C. recta* Wilson, 1915

1—2 экз. у 4 из 271 *Sebastes alutus*; 1—3 экз. у 3 из 95 *S. diploproa*; 1 экз. у 1 из 4 *S. flavidus*; 1—5 экз. у 4 из 16 *S. mystinus*; 1 экз. у 1 из 2 *S. pinniger*; 2—12 экз. у 5 из 49 *S. rubrivinctus* в северо-восточной части Тихого океана в феврале 1968, июле 1969, сентябре—октябре 1971 и июне 1982 г. Все копеподы локализовались на дистальных концах спинного, анального и хвостового плавников.

Зарегистрирован в северо-восточной и северо-западной части Тихого океана на *Artedius harringtoni* (=*Axyrias harringtoni*), *Chitonotus pugettensis*, *Damalichthys vacca*, *Embiotoka lateralis* (=*Taeniatoka lateralis*), *Phanerodon furcatus*, *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. auriculatus*, *S. babcocki*, *S. caurinus*, *S. diploproa*, *S. elongatus*, *S. flavidus*, *S. maliger*, *S. melanops*, *S. pinniger*, *S. taczanowskii*, *Sebastes* sp. (Wilson, 1912, 1915, 1920, 1922; Fraser, 1920; Гусев, 1951; Kabata, 1970a; Sekerak, 1970; Sekerak, Arai, 1977; Margolis, Arthur, 1979; Moles, 1982).

S. mystinus и *S. rubrivinctus* — новые хозяева *C. parva*.

29. Neobrachiella anserina (Wilson, 1908)

Syn.: *Brachiella anserina* Wilson, 1908

Зарегистрирован у *Sebastes glaucus* из северо-западной части Тихого океана и в Беринговом море (Wilson, 1908, 1920; Гусев, 1951; Маркевич, 1956).

30. Neobrachiella robusta (Wilson, 1912)

Syn.: *Clavella robusta* Wilson, 1912

1—11 экз. на жаберных лепестках, жаберных тычинках и жаберных дугах, в ротовой полости у 68 из 271 *Sebastes alutus*; 1—3 экз. на жаберных тычинках и жаберных крышках у 3 из 4 *S. borealis*; 1—3 экз. в ротовой полости 6 из 39 *S. crameri*; 1 экз. на жаберных тычинках у 1 из 1 обследованного *S. itinus*; 1—14 экз. у 21 из 49 *S. rubrivinctus*; 1—4 экз. на жаберных тычинках и жабрах у 15 из 95

S. diploproa; 2—4 экз. на жабрах и жаберных тычинках у 4 из 14 *S. entomelas*; 1—11 экз. в жаберной и ротовой полостях у 2 из 2 *S. glaucus*; 3 экз. на жаберных тычинках и в жаберной полости у 1 из 6 *S. helvamaculatus*; 1—7 экз. на жаберных крышках, в ротовой полости, на жаберных тычинках у 7 из 52 *S. melanops*; 1—9 экз. на жаберных тычинках и жаберных дугах у 5 из 16 *S. mystinus*; 3 экз. на жаберных дугах у 1 из 29 *S. ovalis*; 1 экз. на жаберных тычинках у 1 из 2 *S. pinniger*; 1—4 экз. на жаберных тычинках у 7 из 15 *S. polyspinis*; 1—6 экз. на жаберных тычинках у 3 из 9 *S. saxicola*; по 1 экз. на жаберных тычинках у 2 из 18 *S. zacentrus*; круглогодично в северо-восточной и северо-западной частях Тихого океана 1968—1969, 1971—1973 гг., мае—июне 1982 г

Зарегистрирован в северо-восточной части Тихого океана на *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. auriculatus*, *S. aurora*, *S. babcocki*, *S. borealis*, *S. brevispinis*, *S. ciliatus*, *S. crameri*, *S. dallii*, *S. diploproa*, *S. entomelas*, *S. flavidus*, *S. maliger*, *S. melanops*, *S. miniatus*, *S. pinniger*, *S. proriger*, *S. reedi*, *S. ruberrimus*, *S. rubrivinctus*, *S. semicinctus*, *S. zacentrus* (Wilson, 1912, 1915; Fraser, 1920; Kabata, 1970a; Sekerak, 1970; Sekerak, Arai, 1977; Dojiri, 1981; Moles, 1982)

S. glaucus, *S. helvamaculatus*, *S. itinus*, *S. mystinus*, *S. ovalis*, *S. polyspinis* и *S. saxicola* — новые хозяева *N. robusta*.

7. Семейство Naobranchiidae

31. Naobranchia occidentalis Wilson, 1915

3 экз. у 1 из 1 *Sebastes aleutianus*; 3 экз. у 1 из 267 *S. alutus*; по 2 экз. у 2 из 3 *S. borealis*; 1—41 экз. у 25 из 91 *S. diploproa*; 4 экз. у 1 из 2 *S. paucispinis*; 1—20 экз. у 12 из 45 *S. proriger*; 1—33 экз. у 20 из 49 *S. rubrivinctus* в северо-восточной части Тихого океана и в северной части Берингова моря в январе 1972 г., в феврале 1967 и 1968 гг., марте 1969 г., мае 1969 и 1972 гг., июне 1972 г., июле 1969 г., сентябре—октябре 1971 г., ноябре 1967 г., мае 1982 г.

Ранее этот паразит был зарегистрирован в северо-восточной части Тихого океана на *Gadus morhua macrocephalus*, *Hypoglossoides elassodon*, *Lepidopsetta bilineata*, *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, *Parophrys vetulus*, *Platichthys stellatus*, *Scopelus glacialis*, *Sebastes aleutianus*, *S. alutus*, *S. borealis*, *S. caurinus*, *S. diploproa*, *S. maliger*, *S. nigrocinctus*, *S. paucispinis*, *S. pinniger*, *S. proriger*, *Sebastes* sp. (Wilson, 1915, 1922, 1935; Villadolid, 1927; Маркевич, 1956; Sekerak, Arai, 1977; Margolis, Arthur, 1979; Jensen et al. 1982).

S. rubrivinctus новый хозяин *N. occidentalis*.

Genus incertae sedis

32. *Pseudohatschekia mebaru* Yamaguti, 1939

Известен от *Sebastes inermis* из Японии (Yamaguti, 1939).

Степень хозяинной специфичности копепод, паразитирующих у рыб рода *Sebastes*

Паразиты			Хозяева		
семейства	роды	виды	число видов	число родов	число семейств
Bomolochidae	*Bomolochus*	*cuneatus*	11	10	6
	Holobomolochus	*venustus*	6	2	2
		spinulus	6	5	3
Chondracanthidae	*Acanthochondria*	*deltoidea*	3	2	2
	Chondracanthus	*nodosus*	3	1	1
		pinguis	29	4	4
		triventricosus	17	1	1
	Strabax	*monstrosus*	5	4	1
Philichthyidae	*Colobomatus*	*kyphosus*	29	1	1
	Sarcotaces	*arcticus*	4	1	1
Caligidae	*Caligus*	*centrodonti*	5	4	3
		clemensi	11	8	7
		curtus	40	23	11
		orientalis	6	6	6
	Lepeophtheirus	*chantoni*	3	3	3
		chilensis	4	3	3
		longipes	3	3	2
		oblitus	6	2	2
		parviventris	21	19	11
		paulus	6	1	1
		salmonis	19	9	7
Pennellidae	*Haemobaphes*	*cyclopterina*	30	21	12
		diceraus	6	5	4
	Peniculus	*asinus*	8	1	1
		clavatus	4	2	2
Sphyriidae	*Sphyrion*	*laeve*	5	5	5
		lumpi	16	12	8
Lernaeopodidae	*Clavella*	*parva*	19	6	3
	Neobrachiella	*anserina*	1	1	1
		robusta	30	1	1
Naobranchiidae	*Naobranchia*	*occidentalis*	18	8	5
Genus incertae sedis	*Pseudohatschekia*	*mebaru*	1	1	1

С учетом собственных и литературных данных у рыб рода *Sebastes* зарегистрировано 32 вида 16 родов 8 семейств копепод, из них 16 видов являются специфичными для рыб рода *Sebastes*.

Два вида являются моноксенными — *Neobrachiella anserina* и *Pseudohatschekia mebaru* (см. таблицу).

Только к хозяевам рода *Sebastes* приурочены следующие 7 видов паразитов: *Chondracanthus nodosus* (зарегистрирован у 3 видов рыб), *Sarcotaces arcticus* (у 4), *Lepeophtheirus paulus* (6), *Peniculus asinus* (8), *Chondracanthus triventricosus* (17), *Colobomatus kyphosus* (29), *Neobrachiella robusta* (30).

Остальные 7 специфичных видов копепод паразитируют, кроме того, на рыбах других родов, но основными их хозяевами являются рыбы рода *Sebastes*, например, *Holobomolochus venustus* зарегистрирован на 5 видах рода *Sebastes* и на *Scorpaenichthys marmoratus*; *Chondracanthus pinguis* — на 26 видах рода *Sebastes* и только на 3 видах 3 родов, принадлежащих другим семействам; *Lepeophtheirus*

oblitus — на 4—5 видах рода *Sebastes* и 2 видах, относящихся к роду *Hexagrammus*; *Peniculus clavatus* — на 3 и 1 соответственно; *Clavella parva* — на 14—15 и 5; *Lepeophtheirus chilensis* и *Sphyrion lumpi* тоже относятся к специфичным паразитам рода Sebastes, так как чаще предпочитают хозяев из этого рода. Таким образом, больше половины (56,3%) специфичных видов копепод встречаются только на рыбах рода *Sebastes*.

Holobomolochus spinulus зарегистрирован на 6 видах рыб; возможно, что он тоже специфичный паразит рыб рода *Sebastes*, так как найден на 3 видах семейства *Scorpaenidae*, 2 из которых принадлежат к роду *Sebastes*; *Naobranchia occidentalis* — тоже, возможно, специфичный паразит рыб этого рода, так как паразитирует на 11 его представителях. Заражение неспецифичных хозяев этими копеподами объясняется сходной экологией хозяев.

Остальные виды копепод неспецифичны для рыб рода *Sebastes*, например, *Bomolochus cuneatus* — специфичен для рыб семейства *Embiotocidae*, он известен от 6 видов этого семейства; *Acanthochondria deltoidea* — специфичный паразит рыб семейства Hexagrammidae (зарегистрирован на 2 видах этого семейства), *Strabax monstrosus* — Scorpaenidae (5 видов), *Caligus centrodonti* — Labridae (3), *C. clemensi* — Salmonidae (5), *C. curtus* — Gadidae (15), *Lepeophtheirus longipes* — очевидно, Serranidae (2), *L. salmonis* — Salmonidae (12), *Haemobaphes cyclopterina* — Cottidae (9). Широкой специфичностью обладают копеподы *Caligus orientalis*, *Lepeophtheirus chantoni*, *L. parviventris*, *Haemobaphes diceraus* и *Sphyrion laeve*.

Новые хозяева зарегистрированы для 7 видов копепод из 32: *Bomolochus cuneatus*, *Chondracanthus pinguis*, *Colobomatus kyphosus*, *Peniculus asinus*, *Clavella parva*, *Neobrachiella robusta* и *Naobranchia occidentalis*.

ЛИТЕРАТУРА

Авдеев Г. В., Авдеев В. В. Паразитические ракообразные рода Sarcotaces Olsson, 1872 (Copepoda) от рыб Тихого океана.— Изв. ТИНРО, 1975, т. 96, с. 227—231.

Ахмеров А. Х. О паразитофауне рыб реки Камчатки.— Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, 1954, № 4, с. 89—98.

Гаевская А. В., Умнова Б. А. О паразитофауне основных промысловых рыб северо-западной Атлантики.— Биол. моря, 1977, № 4, с. 40—48.

Гусев А. В. Паразитические Copepoda с некоторых морских рыб.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1951, т. 13, с. 394—463.

Казаченко В. Н. К изучению паразитических ракообразных минтая.— В кн.: Вопросы морской биологии. Киев, Наукова думка, 1969, с. 54—55.

Казаченко В. Н. Некоторые паразитические копеподы рыб Тихого и Индийского океанов.— Проблемы паразитологии, 1972, ч. 1, с. 323—325.

Казаченко В. Н., Коротаева В. Д., Курочкин Ю. В. Паразитические ракообразные некоторых рыб Тихого океана.— Изв. ТИНРО, 1972, т. 81, с. 224—238.

Курочкин Ю. В. Паразитологические исследования Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.— Изв. ТИНРО, 1974, т. 88, с. 5—14.

Маркевич А. П. Паразитические веслоногие рыб СССР. Киев, изд-во АН УССР, 1956. 250 с.

Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцева моря.— Тр. ЗИН АН СССР, 1955, т. 19, с. 5—170.
Сныткo В. А. О географическом распространении морских окуней подсемейства Sebastinae.— В кн.: XIV Тихоокеанский научный конгресс, Хабаровск, 1979, FIII, Москва, 1979, с. 125—127
Тытар В. М., Казаченко В. Н. Паразитические веслоногие ракообразные некоторых рыб Чукотского моря.— В кн.: Вторая всесоюзная конференция молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М., Наука, 1976, с. 50—51.
Янулов К. П. Паразиты как индикаторы локальных стад морского окуня.— В кн.: Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М., 1962, с. 273—283.

Barnard K. H. South african parasitic copepoda.— Ann. S. Afr. Mus., 1955, vol. 41, p. 223—312.
Bassett-Smith P. W A systematic description of parasitic Copepoda found on fishes, with on enumeration of the known species.— Proc. Zool. Soc. London, 1899, vol. 52, p. 438—507, pl. 26.
Brian A. Copepodes parasites des poissons et des echinides provenant des compagnes scientifiques de S. A. S. le prince Albert 1-er de Monaco (1886—1910).— Resultates des Campagnes Scientifiques Accomplies sur sont Yacht par Albert 1-er Prince Souverian de Monaco, 1912, fasc. 38, p. 1—58, pls. 1—12.
Capart A. Copepodes parasites.— Res. Sci, Exped. Oceanogr. Belge eaux Cotier. Afr. Atlantique Sud, 1959, vol. 3, fasc. 5, p. 55—126.
Cressey R. F Five new parasitic copepods from california inshore fish.— Proc. Biol. Soc. Wash., 1969, vol. 82, N 31, p. 409—427.
Cressey .R. F., Collette B. B. Copepods and needlefishes: a study in hostparasite relationships.— Fish. Bull., 1970, vol. 68, N 3, p. 347—432.
Cressey R., Cressey H. B. Parasitic copepods of mackerel- and tuna-like fishes (Scombridae) of the world.— Smith. Contrib. Zool., 1980, N 311, p. 1—186.
Delamare-Deboutteville Cl., Ruivo N. L. Copepodes parasites des poissons Mediterraneens (4 serie).— Vie et Milieu, 1958, t. 9, fac. 2, p. 215—235.
Dojiri M. Copepods of the families Lernaeopodidae and Naonranchiidae parasitic on fishes from southern california inshore waters.— J. Crust. Biol., 1981, vol. 1, N 2, p. 251—264.
Fraser C. M. Copepods parasitic on fish from the Vancouver Island region. Proc. Trans. Roy. Soc. Canada, 1920, Ser. 3, 13, Sec. 5, p. 45—67.
Gooding R. U., Humes A. G. External anatomy of the female Haemobaphes cyclopterina, a copepod parasite of marine fishes.— J. Parasitol., 1963, vol. 49, N 4, p. 663—677.
Grabda J. Observations on the localization and pathogenicity of Haemobaphes diceraus Wilson, 1917 (Copepoda: Lernaeoceridae) in the gills of Theragra chalcogramma (Pallas).— Acta Ichthyol. Piscat., 1975, vol. 5, N 2, p. 13—23.
Hansen H. J. Crustacea Copepoda. II. Copepoda parasita and hemiparasita.— Danish Ingolf-Exped., 1923, vol. 3, N 7, p. 1—92.
Hart J. L. Pacific fishes of Canada.— Fish. Res. Bd. Can., 1973, Bull. 180, 740 p.
Heegaard P. Parasitic copepods mainly from tropical and antarctic seas.— Arkiv f. Zool., 1943, Bd. 34, p. 1—37.
Heegaard P. Contribution to the phylogeny of the Arthropods copepoda.— Spolia Zool. Mus. Hauniensis, 1947, vol. 8, p. 1—227, pls. 1—27
Hewitt G. C. Hine P M. Checklist of parasites of New Zealand fishes and of their hosts.— N. Z. Journ. Mar. Freshwater Res., 1972, vol. 6, N 1—2, p. 69—114.
Ho J.-S. Revision of the genera of the Chondracanthidae, a copepod family parasitic on marine fishes.— Beaufortia, 1970, vol. 17, p. 105—218.
Ho J.-S. Parasitic copepods of the family Chondracanthidae from fishes of eastern North America.— Smith. Contrib. Zool., 1971, N 87, p. 1—39.
Ho J.-S. Copepod parasites of japanese surfperches: their inference on the phylogeny and biogeography of Embiotocidae in the Far East.— Ann. Rep. Sado Mar. Biol. Stat., Niigata Univ., 1983, N 13, p. 31—62.
Hoskins G. E., Bell G. R., Evelyn T P. T The occurrence, distribution and significance of infectious diseases and neoplasms observed in fish in the pacific region up to the end of 1974.— Fish. Mar. Serv. Res. Dev. Tech., 1976, Rep. 609, 37 p.

Hoskins G. E., Hulstein L. P. Annual report on the diagnostic service of the fisheries and marine service, pacific region for 1975.— Fish. Mar Serv. Res. Dev. 1977, Tech. Rep. 707, 35 p.
Jara Z. Sphyrion lumpi (Kroyer).— Wiadom. Parasitol., 1961, t. 7, N 3, p. 595—599.
Jensen L. A., Heckmann R. A., Moser M., Dailey M. D. Parasites of bocaccio, Sebastes paucispinis, from southern and central California.— Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1982, vol. 49, N 2, p. 314—317
Jones D. H., Matthews J. B. L. On the development of Sphyrion lumpi (Kroyer).— Crustaceana, 1968, Suppl. 1, p. 177—185.
Kabata Z. The genus Haemobaphes (Copepoda, Lernaeoceridae) in the waters of British Columbia.— Canad. J. Zool., 1967, vol. 45, p. 853—875.
Kabata Z. Some Chondracanthidae (Copepoda) from fishes of British Columbia.— J. Fish. Res. Board Canada, 1968, vol. 25, N 2, p. 321—345.
Kabata Z. Some Lernaeopodidae (Copepoda) from fishes of British Columbia.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 1970a, vol. 27, N 5, p. 865—885.
Kabata Z. Crustacea as enemies of fishes. Diseases of fishes.— Jersey City: T F. H. Publ., 1970b.— 171 p.
Kabata Z. Four Bomolochidae (Copepoda) from fishes of British Columbia.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 1971, vol. 28, p. 1563—1572.
Kabata Z. The species of Lepeophtheirus (Copepoda: Caligidae) from fishes of British Columbia.— J. Fish. Res. Board Can., 1973, vol. 30, N 6, p. 729—759.
Kabata Z. Parasitic Copepoda of british fishes. London: Ray Soc., 1979. 468 p., pls. figs. 1—2031.
Kabata Z., Wilkes S. N. Peniculus asinus (Copepoda: Pennellidae), a new species of copepoda parasitic on fishes of the genus Sebastes along the west coast of North America.— Canad. J. Zool., 1977, vol. 55, N 12, p. 1988—1991.
Kelly G. F., Barker A. M. The Copepoda ectoparasite Sphyrion lumpi (Kroyer) in relation to redfish Sebastes marinus (L.) in the gulf of Maine.— Spec. Publ. Internat. Comm. Northwest Atlant. Fish., 1965, N 6, p. 481—500.
Kuitunen-Ekbaum E. The occurrence of Sarcotaces in Canada.— J. Fish. Res. Board Can., 1949, vol. 7, p. 505—512.
Lee R. F. Lipids of parasitic copepods associated with marine fish.— Comp. Biochem. Physiol., 1975, vol. 52B, p. 363—364.
Leigh-Sharpe W H. The genera Sphyrion and Basanistes (Copepoda) as represented by the collection in the British Museum.— Parasitology, 1928, vol. 20, N 2, p. 179—184.
Leigh-Sharpe W H. A list of british fishes with their characteristic parasitic Copepoda.— Parasitology, 1933, vol. 25, N 1, p. 109—112.
Liston J., Peters J., Stern J A. Parasites in summer-caught pacific rockfishes.— U. S. Fish Wildl. Serv. Sci., Rep. Fish., 1960, N 352, 10 p.
Margolis L., Arthur J. R. Synopsis of the parasites of fishes of Canada.— Bull. Fish. Res. Board Can., 1979, Bull. 199, p. 1—270.
Margolis L., Kabata Z., Parker R. R. Catalogue and synopsis of Caligus a genus of Copepoda (Cristacea) parasitic on fishes.— Bull. Fish. Res. Bd. Can., 1975, Bul. 192, p. 1—117
Miller D. J., Lea R. N. Guide to the coastal marine fishes of California.— Fish. Bull., 1972, N 157, p. 1—249.
Moles A. Parasite-host records of alaskan fishes.— NOAA Techn. Rep. KMFS SSRF, 1982, N 760, p. 1—41.
Najarian H. H. The internal anatomy of Sphyrion lumpi (Kroyer, 1845) Bassett-Smith 1899, a copepod parasitic on ocean perch.— J. Morph., 1952, vol. 91, N 1—3, p. 447—458, pls. 1—4.
Neresheimer E. Copepoda, Ruderfuskrebse. 2. Teil. Die Parasitischen Copepoden.— Die Süswasserfaune Deutschlands, 1909, Heft 11, p. 70—84.
Nigrelli R. F Firth F. E. On Sphyrion lumpi (Kroyer), a Copepod parasite on the redfish, Sebastes marinus (Linnaeus), with special reference to the host-parasite relationships.— Zool. Sci. Contrib. N. Y. Zool. Soc., 1939, vol. 24, N 1, p. 1—10, pls. 1—4.
Parker R. R., Kabata Z., Margolis L., Dean M. D. A review and description of Caligus curtus Müller, 1785 (Caligidae: Copepoda), type species of its genus.— J. Fish. Res. Board Can., 1968, vol. 25, p. 1923—1969.

Priebe K. Eninige wenig bekannte parasitologische, lebensmittelhygienisch bedeutsama Befunde bei Meeresfischen.— Arch. Lebensmittelhyg., 1963, Bd 14, H 11, S. 257—260.
Priebe K. Neuere Erkenntnisse über parasitäre und andere Veränderungen in der Muskulatur von Seefischen.— Arch. Lebensmittel. Hyg., 1965, Bd 16, H 8, S. 180—183.
Scott A. Some parasites found on fishes in the Irish sea.— Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc., 1904, vol. 18, p. 113—125.
Scott T Notes on some parasites of fishes.— 20-th Ann. Rep. Fish. Bd. Scotland, 1902, Pt. 3, p. 288—303, pls. 12—13.
Scott T., Scott A. The british parasitic Copepoda.— Ray Soc., vol. 1—2, London, 1913, 256 p., pls. 72.
Sekerak A. D. Parasitic copepods of Sebastodes alutus including Chondracanthus triventricosus sp. nov. and Colobomatus kyphosus sp. nov.— J. Fish. Res. Bd. Canada, 1970, vol. 27, N 11, p. 1943—1960.
Sekarak A. D., Arai H. P. Some metazoan parasites of rockfishes of the genus Sebastes from the north-eastern Pacific Ocean.— Syesis, 1977, vol. 10, p. 139—144.
Squires H. J. Reproduction in Sphyrion lumpi, a Copepod parasitic on redfish (Sebastes spp.).— J. Fish. Res. Board Can., 1966, vol. 23, p. 521—526.
Stephensen K. Parasitic and semiparasitic Copepoda.— Zool. Iceland. 1940, vol. 3, N 34, p. 1—24.
Stuardo J., Fagetti E. Copepodos parasitos chilenos. 1. Una lista de las especies conocides y description de tres especies nuevas.— Rev. Chilena hist. nat., 1961, vol. 55, p. 55—83.
Templeman W Adult redfish, Sebastes mentella, pelagic over oceanic depths in the Labrador sea.— J. Fish. Res. Board Can., 1967, vol. 24, p. 1275—1290.
Templeman W First records of the gymnoblastic hydroid, Ichthyocodium sarcotretis, on the Copepod, Sphyrion lumpi, from redfish of the northwest Atlantic.— J. Fish. Res. Board Can., 1973, vol. 30, p. 1655—1660.
Templeman W., Squires H. J. Incidence and distribution of infestation by Sphyrion lumpi (Kroyer) on the redfish, Sebastes marinus (L.), of the western north Atlantic.— J. Fish. Res. Board Can., 1960, vol. 17, p. 9—31.
Thomson G. M., Parasitic Copepoda of New Zealand, with descriptions of new species.— Trans. a. Proc. N. Z. Inst., 1889, vol. 22, n. s., vol. 5, p. 353—378, pls. 25—29.
Vervoort W Notes on Bomolochidae (Copepoda). 1. A redescription of Parabomolochus cuneatus (Fraser, 1920) and notes on its synonymy.— Crustaceana, 1964, vol. 6, N 4, p. 291—302.
Villadolid D. V The occurrance of Naobranchia occidentalis on the pacific coast of the United States.— J. Wash. Acad. Sci., 1927, vol. 17, N 9, p. 230—231.
Williams I. C. The infestation of the redfish Sebastes marinus (L.) and S. mentella Travin (Scleroparei: Scorpaenidae) by the copepods Peniculus clavatus (Müller), Sphyrion lumpi (Kroyer) and Chondracanthopsis nodosus (Müller) in the eastern north Atlantic.— Parasitology, 1963, vol. 53, p. 501—525.
Wilson C. B. North american parasitic copepods belonging to the family Caligidae. Part 1. Caliginae.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1905, vol. 28, p. 479—672.
Wilson C. B. North american parasitic copepods: a list of those found upon the fishes of the pacific coast, with descriptions of new genera and species.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1908, vol. 35, p. 431—481.
Wilson C. B. Parasitic copepods from Nanaimo including eight species new to science.— Contr. Canad. Biol., 1912, p. 85—102.
Wilson C. B. North american parasitic copepods belonging to Lernaeopodidae, with a revision of the entire family.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1915, vol. 47, p. 565—729.
Wilson C. B. North american parasitic copepods belonging to the family Lernaeidae, with a revision of the entire family.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1917, vol. 53, p. 1—150.
Wilson C. B. North american parasitic copepods belonging to the new family Sphyriidae.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1919, vol. 55, p. 549—604.

Wilson C. B. Report on the parasitic Copepoda collected during the canadian arctic expedition, 1913—1918.— Rep. Canad. Arct. Exped., 1913—1918, 1920, vol. 7, Part L: Parasitic Copepoda, p. 1—16.
Wilson C. B. New species and new genus of parasitic copepods.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1921, vol. 59, p. 1—17.
Wilson C. B. Parasitic copepods in the collection of the Zoological Museum, Kristiana.— Med. Zool. Mus., Kristiana, 1922, N 4, p. 1—7
Wilson C. B. New north american parasitic copepods, new hosts, and notes on Copepod nomenclature.— Proc. U. S. Nat. Mus., 1924, vol. 64, p. 1—24.
Wilson C. B. The copepods of the Woods Hole region Massachusetts.— Smiths. Inst. U. S. Nat. Mus., 1932, N 158, p. I—XIX, 1—635.
Wilson C. B. Parasitic copepods from the Dry Tortugas.— Carnegie Inst. Wash., Publ. 452, Pap. Tortugas Lab., 1935, vol. 29, N 12, p. 327—347
Wilson C. B. Copepods gathered by the United States fisheries steamer «Albatros» from 1887 to 1909, chiefly in the Pacific ocean.— Bull. U. S. Nat. Mus., 1950, N 100, vol. 14, N 4, p. I—IX, 141—441.
Yamaguti S. Parasitic copepods from fishes of Japan. Part 2. Caligoida, I.— Publ. by author, 1936, 22 p.
Yamaguti S. Parasitic copepods from fishes of Japan, Part 5. Caligoida, III.— Vol. Jub. Prof. S. Yoshida, 1939, vol. 2, p. 443—487.

PARASITIC COPEPODS (CRUSTACEA: COPEPODA) ON FISH OF GENUS SEBASTES (SCORPAENIDAE)

V. N. Kazachenko

SUMMARY

768 specimens of fish of genus Sebastes related to 23 species were analysed. 278 of them were infected: this comprised 36.2 per cent. Taking into account the author's and literary data on fish of genus Sebastes 32 species of 16 genera of 8 families of Copepods were registered; 16 Copepod species were specific for fish of genus Sebastes: new hosts were registered for 7 Copepod species.

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР, 1986, т. 155

USSR ACADEMY OF SCIENCES
PROCEEDINCS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE, LENINGRAD, 1986, vol. 155

РОЛЬ Г. К. ПЕТРУШЕВСКОГО В ВОЗНИКНОВЕНИИ И РАЗВИТИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ

О. Н. Бауер, Ю. А. Стрелков, С. С. Шульман

Зоологический институт АН СССР, ГосНИОРХ; Ленинград

В марте 1982 г. научная общественность СССР (да и не только СССР) отметила столетие со дня рождения виднейшего отечественного зоолога и паразитолога, основателя экологической паразитологии, члена-корреспондента АН СССР Валентина Александровича Догеля. Но при этом как-то в тени остались некоторые из его ближайших соратников, вложившие много сил в развитие экологической паразитологии в нашей стране. Среди них в первую очередь следует назвать Георгия (Юрия) Кузьмича Петрушевского (1901—1958), участника первых шагов В. А. Догеля в области экологической паразитологии. Настоящей статьей мы пытаемся восполнить этот пробел, так как вклад Г К. Петрушевского в науку, особенно ихтиопаразитологию, очень значителен, как это было уже указано ранее (Шульман, 1972).

Г К. Петрушевский родился в Киевской губернии, дер. Марьяновка. В 1926 г окончил Киевский университет. В 1927 г. он переезжает в Ленинград и поступает научным сотрудником в отдел прикладной ихтиологии Института опытной агрономии, потом ВНИОРХ (ныне ГосНИОРХ), специализируясь по ихтиологии. Первые его публикации посвящены характеристике рыболовства отдельных рыбопромысловых районов (Каспийское и Белое моря), а также структуре чешуи сазана (Петрушевский, 1928—1931). Всего по этой тематике им было опубликовано 8 статей.

Летом 1929 г он вместе с В. А. Догелем, который тогда еще не был сотрудником ВНИОРХа, участвует в экспедиции по изучению паразитофауны семги бассейна Белого моря, экспедиции, послужившей началом эколого-паразитологических исследований в нашей стране. Вот как описывает он сам начало этих работ: «Фаунистические исследования Валентин Александрович начал в 1929 г. на Белом море в Валлас-ручье на одинокой фактории в диком и живописном уголке Кандалакшского залива». В этом описании им упущена одна важная для нас деталь: вместе с В. А. Догелем проводил эти работы и он сам. Выбор объекта исследования не был случайным. Лосось, совершая протяженные катадромные и анадромные миграции, подвергается воздействию самых разнообразных факторов внешней среды, что не может не отразиться на его паразитофауне. Именно поэтому работа Гейтца (Heitz, 1918) «Salmo salar, seine

Parasitenfauna und seine Ernährung im Meer und Süsswasser») была вершиной творчества западно-европейской эколого-паразитологической школы швейцарского паразитолога Чокке (Zschokke), работа которой к 30-м годам стала «затухать». Исследования В. А. Догеля и Г К. Петрушевского явилась своего рода эстафетой, принятой советскими паразитологами, но это не было простым повторением уже сделанных работ. В. А. Догель и Г К. Петрушевский существенно углубили экологический характер паразитологических исследований, подняв их на более высокий теоретический уровень. Здесь фактически затронут ряд важнейших проблем: возрастная динамика паразитофауны, влияние на нее миграций, солевого режима, питания и голодания и многое другое. Для проведения таких исследований нужен был специалист-ихтиолог с широким кругозором, хорошо знающий биологию хозяина, следовательно, и выбор В. А. Догелем соратника для такой работы был далеко не случайным. Совместные статьи, опубликованные на немецком (Dogiel et Petruschewsky, 1933) и на русском (Догель и Петрушевский, 1935) языках стали классическими и до сих пор не утратили своего значения. Эта работа положила начало творческому содружеству В. А. Догеля и Г К. Петрушевского, продолжавшемуся до самой смерти В. А. Догеля. Осенью 1929 г. В. А. Догель принимает предложение академиков Н. М. Книповича и Л. С. Берга создать во ВНИОРХе лабораторию болезней рыб. Она была открыта в декабре 1929 г. Первым старшим научным сотрудником лаборатории (сперва она называлась секцией) стал Г К. Петрушевский. Первая половина 30-х годов ознаменовалась чрезвычайно бурной научной деятельностью ее небольшого коллектива, в том числе и Георгия Кузьмича. За эти годы им, частично в соавторстве с В. А. Догелем и другими сотрудниками секции, опубликовано 16 статей, в том числе 4 в зарубежных журналах.

При организации лаборатории болезней рыб В. А. Догель счел необходимым специализацию ее сотрудников по отдельным наиболее важным в ихтиопатологии группам паразитов. Б. Е. Быховский, в дальнейшем действительный член АН СССР, продолжил свои исследования по моногенеям; А. П. Маркевичу, ныне действительному члену АН УССР, было поручено изучение паразитических рачков; Георгий Кузьмич продолжил начатые В. А. Догелем работы по миксоспоридиям. Первое же выполненное им исследование было посвящено миксоспоридиям рыб бассейна Белого моря (Petruschewsky, 1932). Эта работа и в настоящее время может служить образцом подобного рода исследований. Здесь, кроме описания видов, дается подробное описание жизненного цикла и приводятся редкие для того времени данные по гистохимии плазмодиев и спор.

Онако, как это часто случалось в жизни Георгия Кузьмича, ему не удалось в дальнейшем сосредоточить свое внимание на миксоспоридиях. Уже в 1930 г. лаборатория получила задание исследовать причины широкого распространения дифиллоботриоза в водоемах северо-запада СССР Эти исследования В. А. Догель поручил Георгию Кузьмичу, и до самого ухода из ВНИОРХа (в 1933 г.) он

возглавляет их, собирая материал в Финском заливе, Онежском озере, в ряде озер Карельской АССР. По материалам этих работ Георгий Кузьмич пишет серию статей (некоторые совместно с И. Е. Павловской и В. А. Тарасовым) в научные и научно-популярные журналы, пропагандируя меры борьбы с дифиллоботриозом, широко распространенным среди населения, особенно среди рыбаков Ленинградской области. В этих статьях содержится много нового по биологии лентецов рода *Diphyllobothrium*. Очень существенным является положение о том, что ряпушка не является промежуточным хозяином широкого лентеца: у нее паразитирует другая форма плероцеркоидов, обозначенная как *Diphyllobothrium* sp. «В» (Павловская, Петрушевский, 1933). В дальнейшем из сигов-бентофагов Онежского озера была выделена еще одна форма плероцеркоидов, обозначенная как *Diphyllobothrium* sp. «С» (Петрушевский, 1940). Опыты по самозаражению этими плероцеркоидами, поставленные совместно с В. А. Тарасовым, показали, что у человека они, как правило, не приживаются (Petruschewsky, Tarasow, 1933). Лишь в 70-х годах их природа была окончательно расшифрована. Они оказались стадиями развития *Diphyllobothrium ditremum* и *D. dendriticum*, как правило, достигающим половой зрелости в кишечнике чаек. Установлено, что основными распространителями дифиллоботриоза человека по всему северо-западу являются щука и налим, и, в меньшей степени, окунь и ерш. Впервые изучено распределение плероцеркоидов по тканям и внутренним органам рыб. Так, оказалось, что у щуки и налима они достаточно часто паразитируют в яичниках между икринками, что делает опасным поедание свежей и слабо посоленной икры этих рыб.

Однако на водоемах северо-запада Георгий Кузьмич не ограничивается только поисками в рыбах плероцеркоидов лентецов. Под его руководством методом полного паразитологического вскрытия исследуются все представители ихтиофауны. В результате возникает серия работ «Материалы по паразитологии рыб Карелии», положившая начало изучению паразитов рыб озер этого района, которое в дальнейшем, уже в послевоенный период, было продолжено другими учениками В. А. Догеля.

В этой серии перу Георгия Кузьмича принадлежат две крупные статьи: по паразитам рыб Онежского озера (Петрушевский, 1940) и по паразитам рыб Кончезерской группы озер (Петрушевский, Быховская-Павловская, 1935). Особого упоминания заслуживает большое исследование по паразитофауне рыб Невской губы, выполненная Георгием Кузьмичом совместно с В. А. Догелем (Догель и Петрушевский, 1933). Все эти работы вместе с работами на Аральском и Каспийском морях, проведенными В. А. Догелем и Б. Е. Быховским, явились началом широких эколого-фаунистических исследований паразитов рыб, охвативших впоследствии почти все основные пресноводные и значительное число морских водоемов Советского Союза.

Следует отметить, что в указанных выше статьях Георгием Кузьмичом впервые ставится вопрос о влиянии режима водоема на пара-

зитофауну рыб, впервые приводится пример антогонистических отношений двух видов паразитов (трематоды *Phyllodistomum folium* и миксоспоридии *Myxidium lieberkühni*); наконец, он одним из первых указывает на различие в зараженности паразитами отдельных стад рыб, приуроченных к определенным участкам водоема.

Нельзя также не упомянуть две статьи Георгия Кузьмича по паразитам форели в рыбоводных хозяйствах Ленинградской области (1932, 1937). В них были даны рекомендации по борьбе с триэнофорозом форели в хозяйстве «Гостилицы», осуществление которых привело к оздоровлению хозяйства. Этими работами было положено начало исследований лаборатории болезней рыб ВНИОРХ по болезням при искусственном выращивании рыб, получивших развитие уже в послевоенный период.

В 1933 г Георгий Кузьмич зачислен доцентом кафедры зоологии и дарвинизма Педагогического института им. Герцена, которую возглавлял его большой друг, ныне член-корреспондент АН СССР Ю. И. Полянский. Несмотря на большую педагогическую нагрузку и научно-организационную деятельность (несколько лет он исполнял обязанности ученого секретаря Ученого совета института), Георгий Кузьмич продолжал обработку и подготовку к печати собранных ранее материалов, рецензировал отчеты лаборатории болезней рыб ВНИОРХ.

Осуществляя далеко идущие планы В. А. Догеля по паразитологическому обследованию основных рыбопромысловых районов СССР, Георгий Кузьмич летом 1938 г. возглавил экспедицию ВНИОРХ в Об-Иртышский бассейн. Сбор материала при участии студентки ЛГУ М. М. Волковой (Белопольской) был проведен в районе Тобольска, Самарово (устье Иртыша), Салехарда и Нарыма.

Великая Отечественная война застала Георгия Кузьмича в Ленинграде. Он пережил в нем самый тяжелый первый год блокады, а летом 1942 г был вместе с семьей эвакуирован через Ладожское озеро в г. Кыштым Свердловской области, где находился в то время институт им. Герцена. Оттуда он переехал по направлению органов народного просвещения в Челябинск и возглавил кафедру зоологии местного педагогического института. Жизнь в Челябинске была достаточно трудной, как и по всей стране во время войны. В сохранившемся письме от 28.9.43 г. он пишет: «...С моей работой плохо. Лето почти все проболел, сейчас занят уборкой огорода и устройством на зиму, а с 1 октября — новый учебный год с большой нагрузкой. Жизнь, быт в Челябинске исключительно тяжелы. Но будем надеяться, что скоро удастся двинуться на запад».

На запад ему удалось двинуться в 1944 г. некоторое время по возвращении в Ленинград Георгий Кузьмич работал в Областном педагогическом институте, а в начале 1945 г по приглашению В. А. Догеля занял должность старшего научного сотрудника, фактически заместителя лаборатории болезней рыб ВНИОРХ. В послевоенные годы интересы лаборатории болезней рыб, в том числе и интересы Георгия Кузьмича, были обращены на запад. Летом 1945 г. он вместе с зачисленным в лабораторию С. С. Шульманом осуществ-

ляет экспедицию в Прибалтику, исследуя паразитов и болезни рыб Западной Двины, Рижского залива и Балтийского моря в районе Лиепаи. В 1946—1947 гг. Г К. Петрушевский во главе группы новых сотрудников лаборатории и студентов-практикантов осуществляет работы по паразитам и болезням рыб советского участка Дуная. Материалы по паразитам рыб нижнего течения Дуная были опубликованы в ряде статей (Захваткин, Петрушевский, 1952; Петрушевский, 1957), но, к сожалению, не в полном объеме; большая их часть была передана А. П. Маркевичу для его сводки по паразитам рыб УССР (1952) В 1948—1949 гг. Георгием Кузьмичом проводились работы в водоемах Литовской ССР и Белоруссии.

Широко развернулись работы по завершению обработки материала по паразитам рыб в водоемах Сибири, сбор которых начался еще до войны. Частично он был опубликован до войны (Волкова, 1941), но основные итоги были подведены в послевоенных статьях в томе XXVII «Известий ВНИОРХ» с использованием данных, собранных сотрудниками лаборатории во время эвакуации ВНИОРХ в г. Тобольск (Петрушевский, Мосевич, Щупаков, 1948; Петрушевский, Бауер, 1948а, 1948б). В этих статьях, как и в публикациях по Енисею и Лене (Бауер, 1948а, 1948б), был впервые проанализирован материал по паразитам рыб огромного сибирского округа с фаунистической, зоогеографической, эпизоотологической и эпидемиологической точек зрения.

Интересно отметить, что уже в год окончания войны у В. А. Догеля и Георгия Кузьмича зародилась идея подведения итогов по изучению паразитов рыб СССР В сохранившемся письме от 14.12.45. Георгий Кузьмич пишет: «Вообще же планы у нас на пятилетку большие и интересные. К 1950 г. мы хотим подвести итоги нашей 20-летней работы». Осуществление этой идеи началось в 1950 г., когда был создан первый вариант книги, названной «Руководство по паразитологии рыб». Опубликована она была гораздо позже, после многочисленных переработок и дополнений, под названием «Основные проблемы паразитологии рыб», уже после кончины В. А. Догеля и в последний год жизни Георгия Кузьмича. Редактором ее, наравне с В. А. Догелем и Георгием Кузьмичом, стал Ю. И. Полянский. В этой переведенной на английский язык и переизданной за рубежом книге Георгий Кузьмич выступает и как автор двух статей: «Изменение паразитофауны рыб при их акклиматизации» и «Паразитарные заболевания рыб в промысловых водоемах» (совместно с С. С. Шульманом).

В 1950—1951 гг. Георгий Кузьмич принимает участие в комплексной работе по итогам акклиматизации рыб в пресных водоемах СССР. По собранным материалам было опубликовано несколько статей, в которых выявлены основные закономерности изменения паразитофауны рыб в водоемах зарыбления (Петрушевский, 1954, 1958; Петрушевский, Бауер, 1953). Закономерности эти были подтверждены всеми последующими исследованиями и до сих пор используются при прогнозе эпизоотической обстановки при акклиматизационных работах, особенно при завозе рыб из зарубежных стран.

Одновременно с проработкой крупных, как правило, комплексных тем Георгий Кузьмич осуществил ряд исследований методического и общетеоретического характера, внесших много нового в проблемы ихтиопаразитологии. Остановимся на них подробнее, хотя они и были названы ранее (Шульман, 1973).

1. В начале 50-х годов перед лабораторией встал важный методологический вопрос о влиянии паразитов на рыбопродуктивность водоемов. Случаи гибели промыслового стада в таких водоемах, вызываемые паразитами, явление довольно редкое, но паразиты могут и другими путями влиять на продуктивность стада. Однако ихтиопаразитологи не располагали методами определения такого влияния. Георгий Кузьмич после длительных консультаций с ихтиологами, особенно с П. В. Тюриным, которого он очень уважал, сделал попытку использовать так называемый коэффициент упитанности. Оказалось, что во многих случаях этот показатель, особенно вычисленный по Кларку, выявляет различия между зараженными и незараженными особями. Эти различия наиболее убедительны, когда паразит поражает наиболее важные в физиологическом отношении органы, например, сердечную мышцу (Петрушевский, Когтева, 1954). В дальнейшем разработанная Георгием Кузьмичем методика была с успехом использована многими ихтиопаразитологами.

2. Рассматривая вопрос о гибели части промыслового стада рыб от паразитов, Георгий Кузьмич допустил, что такая гибель может происходить на ранних этапах развития рыб и предложил проверить это С. И. Гецевичуте на примере Куршского залива. Она исследовала зараженность молоди ряда видов рыб и в ряде случаев обнаружила массовую зараженность молоди паразитами, которые иногда у взрослых рыб встречаются единично и, естественно, не могут нанести существенный ущерб запасам рыб (Гецевичуте, 1960). В дальнейшем более обстоятельно исследовала этот вопрос ихтиопаразитолог из ПНР Я. Козицкая (Kosicka, 1958; Crabda, Kosicka, 1961). В конце 60-х—начале 70-х годов сотрудники ГосНИОРХ разработали метод определения отхода молоди рыб под влиянием паразитов и показали, что такой отход может быть очень значителен (Лопухина с соавт., 1972, 1973).

3. Находясь в докторантуре Георгий Кузьмич сделал первую попытку рассмотрения вопроса о взаимодействии отдельных видов, входящих в состав паразитофауны (Петрушевский, 1955). Он показал, что такие взаимоотношения могут быть как антогонистическими, так и синэргическими и носить характер трофических, топических и, реже, форических. Этим исследованием Георгий Кузьмич начал то направление в ихтиопаразитологии и паразитологии вообще, которое получило, с легкой руки А. П. Маркевича, название «паразитоценология» и интенсивно развивается в настоящее время.

4. Незадолго до смерти Георгий Кузьмич заинтересовался математической достоверностью паразитологических данных при фаунистическом исследовании, собираемых по методике В. А. Догеля (1933). В частности, В. А. Догель предложил для выявления фауны паразитов рыб исследовать в данном месте и в данный сезон по

15 экз. каждого вида рыб, заселяющих водоем. При наличии крупного водоема рекомендовано было такие исследования осуществлять в двух или нескольких точках. В. А. Догель предполагал, что, используя такую методику, можно выявить почти 100% паразитофауны, за исключением крайне редко встречающихся видов. Георгий Кузьмич вместе со своей дочерью М. Г Петрушевской осуществил проверку этого предположения с помощью методов математической статистики. Удалось установить следующее: при проведении фаунистических исследований обычно бывает достаточно вскрыть по 15 рыб каждого вида. Это позволяет выявить основную массу наиболее часто встречающихся видов (75%). Однако при проведении специальных исследований для выявления биологии отдельных паразитов, изучения динамики зараженности по сезонам и т. п. необходимо вскрывать гораздо большее число рыб (50—100 экз.).

Оценивая достоверность показателя экстенсивность заражения при проведении фаунистических исследований, авторы приходят к выводу, что, используя для анализа процент заражения, необходимо обязательно учитывать ошибку, зависящую от количества вскрытых рыб. Особенно осторожно можно пользоваться этими данными при сравнении зараженности рыб из разных водоемов, разных частей одного водоема и в других подобных случаях.

Оценивая возможности использования показателя интенсивности заражения при паразитологических исследованиях, авторы дают рекомендации употреблять различные варианты этого показателя в зависимости от задач исследования. Для полной характеристики интенсивности заражения рекомендуется использовать весь комплекс вариантов. Выводами, сделанными в результате этой работы (Петрушевский, Петрушевская, 1962), сейчас широко пользуются ихтиопаразитологи.

В 1953 г. по инициативе В. А. Догеля и Б. Е. Быховского Георгий Кузьмич временно был откомандирован в Зоологический институт в докторантуру для завершения диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук по теме «Мировая сводка по паразитам лососевых», по которой Георгий Кузьмич давно уже собирал материал. Консультантом его был утвержден академик Е. Н. Павловский.

К сожалению, спокойно завершить докторантуру Георгию Кузьмичу не удалось. В 1954 г. ВНИОРХ получил от Минрыбхоза СССР указание изучить биологию и промысел речного рака. Дирекция института предложила В. А. Догелю включить эту тему в план работы лаборатории болезней рыб, хотя эта нужная для практики тема не была в ее профиле. «Спасая» тематику других сотрудников лаборатории, Георгий Кузьмич возглавил исследования по ракам. Как и во всех аналогичных случаях, Георгий Кузьмич увлекся новой темой, организовал работы на Северном Кавказе, в Прибалтике и северо-западных областях РСФСР. Не было кадров, и Георгий Кузьмич подготовил необходимые кадры в разных институтах. Из участников темы несколько человек защитили в дальнейшем кандидатские диссертации, а один — и докторскую. Сам же Георгий Кузь-

мич своей докторской диссертации так-таки не защитил. Работы по речному раку заняли у него почти все последние годы его жизни. К тому же после кончины В. А. Догеля в 1955 г. Георгий Кузьмич стал заведующим лабораторией болезней рыб: к обязанностям заведующего, как и ко всем возлагаемым на него, от относился с исключительной добросовестностью и тщательностью, отодвигая на последнее место свои личные интересы.

В последние годы своей жизни Георгий Кузьмич осуществил много интересных научных и научно-организационных мероприятий. Так, кроме упомянутой выше книги, он подготовил 42-й том «Известий ВНИОРХ», в котором в серии статей были подведены итоги деятельности лаборатории за 25 лет. Том этот был опубликован в 1957 г. Георгий Кузьмич восстановил связи с зарубежными ихтиопатологами, особенно из стран социалистического лагеря, которые были ослаблены в военный и послевоенный период. Он пишет ряд статей об итогах ихтиопаразитологических исследований в СССР для зарубежных журналов. Эти статьи были опубликованы в Болгарии, Румынии и ГДР По его инициативе был подготовлен перевод раздела «Болезни рыб» из книги известного североамериканского рыбовода и ихтиопатолога Девиса (1958) В 1958 г. Георгий Кузьмич принял активное участие в приеме делегаций стран — участников Комиссии по рыбохозяйственным исследованиям северо-западной части Тихого океана СССР и начал переговоры по организации ихтиопаразитологических исследований в северной части КНР По рекомендации чл.-корр. АН СССР Г В. Никольского первым объектом такого исследования была избрана р. Ляо-хе. К сожалению, самому Георгию Кузьмичу не удалось принять участие в экспедиции на эту реку, которая состоялась в 1958 г. при участии сотрудников ЗИН АН СССР Одновременно на Амуре велись исследования (1958—1960) силами ВНИОРХ и Зоологического института, начатые тоже по его инициативе. Осенью 1958 г. Георгий Кузьмич перешел на работу в отдел паразитологии Зоологического института АН СССР, где приступил к завершению мировой сводки по паразитам лососевых. Однако жить ему оставалось недолго. 28 декабря 1958 г. он скоропостижно скончался от обширного инфаркта миокарда, оставив незавершенной свою грандиозную по своим масштабам работу. Будучи причастным почти ко всем теоретическим проблемам ихтиопаразитологии, он обладал исключительным даром: умением находить эти проблемы и заинтересовывать ими своих соратников. Оказывая им большую помощь и поддержку, он часто оставался в тени, беря на себя всю черновую и научно-организаторскую деятельность. Говоря об этой стороне деятельности Георгия Кузьмича, следует упомянуть работу по подготовке кадров и по вовлечению в ихтиопаразитологические исследования местных работников. Он руководил практикой И. Е. Быховской (Павловской), М. Н. Дубининой (Горбуновой), М. М. Белопольской (Волковой) и многими другими. Авторы этой статьи с полным основанием считают его не только старшим соратником, но и учителем. Находясь в 1938 г. в г. Томске, он заинтересовал паразитологией рыб сотруд-

ницу кафедры зоологии беспозвоночных Томского университета С. Д. Титову, которая в дальнейшем все свои научные интересы связала с ихтиопаразитологией и подготовила много сибиряков, успешно работавших в этом направлении. В послевоенные годы при активном содействии Георгия Кузьмича сложились кадры ихтиопаразитологов в Литве (С. И. Гецевичуте, Р. А. Кротас), Латвии (Л. К. Грапмане, безвременно скончавшаяся А. Д. Рейнсон), Эстонии (Х. И. Телль). Среди его учеников можно назвать А. М. Лопухину, А. В. Решетникову, И. В. Екимову и много других. Для успешной работы начинающих специалистов Георгий Кузьмич не раз отдавал часть своих материалов, редактировал публикации диссертантов, советами способствовал завершению диссертаций. Таким образом, многие ихтиопаразитологи, сложившиеся таковыми в 50-х годах, были его учениками, официальными и неофициальными.

Много сил и времени отдавал Георгий Кузьмич организации совещаний и конференций, особенно 2-го и 3-го Всесоюзных совещаний по болезням рыб. На 3-м совещании (март 1957), проходившем уже после кончины В. А. Догеля, Георгий Кузьмич был заместителем председателя оргкомитета. Он много сделал по обеспечению своевременного выхода в свет тезисов докладов, а в дальнейшем — по опубликованию в трудах совещаний Ихтиологической комиссии обзорных докладов. В рамках всесоюзных паразитологических совещаний, проводимых под руководством академика Е. Н. Павловского, Георгий Кузьмич организовал секции по ихтиопаразитологии или отдельные заседания, посвященные ее проблемам. Большое участие он принял в подготовке и проведении 2-го пленума Международной комиссии по рыбохозяйственным исследованиям в западной части Тихого океана (август 1957 г., Ленинград — Москва), на котором выступил с докладом о распространении паразитов пресноводных рыб СССР (Петрушевский, 1962).

Все, что изложено в этой заметке, будет недостаточно полным, если мы не охарактеризуем Георгия Кузьмича как человека, до конца преданного своим учителям и товарищам, готового даже в ущерб для себя и своих личных интересов оказать содействие в осуществлении задач, стоящих перед ихтиопаразитологией. При этом он никогда не выпячивал своих заслуг, считая себя лишь учеником В. А. Догеля, развивающим его учение. В памяти всех членов школы экологической паразитологии В. А. Догеля Г. К. Петрушевский останется как ближайший и наиболее преданный его ученик, внесший много нового в развитие этого направления биологической науки. Со дня его кончины прошло уже почти 30 лет, но память о нем жива, о чем свидетельствует и настоящий сборник.

Хронологический указатель
печатных работ Г. К. Петрушевского

1. Материалы по рыболовству Денгизского района (Казахстан).— Изв. Гос. ин-та опытной агрономии, 1928, т. 6, вып. 5—6, с. 161—162.
2. Материалы по рыболовству Денгизского района (Казахстан).— Изв. отд. прикл. ихтиологии, 1929, т. 9, вып. 1, с. 90—111.

3. Beiträge zur Kenntnis der Struktur der Schuppen von Cyprinus carpio.— Zoolog. Anzeiger, 1929, Bd 84, H 9/10, S. 181—186 (совм. с В. В. Петровым).
4. Материал по структуре чешуи сазана.— Изв. отдела прикл. ихтиологии, 1929, т. 9, вып. 3, с. 274—281 (совм. с В. В. Петровым).
5. О научно-промысловых исследованиях на Белом море.— Изв. гос ин-та опытной агрономии, 1929, т. 7, вып. 6, с. 688—689.
6. Об исследовании сельдей Белого моря.— Карело-Мурманский край, 1930, № 3, с. 54—55.
7. Материалы по рыболовству на западном побережье Белого моря.— Изв. Ленингр. ихтиол. ин-та, 1931, т. 11, вып. 2, с. 51—63.
8. О промысле наваги зимой 1929—1939 гг на Белом море.— Изв. Ленингр. ихтиол. ин-та, 1931, т. 11, вып. 2, с. 149—153.
9. Зараженность рыб Финского залива.— Изв. Ленингр. ихтиол. ин-та, 1931, т. 12, вып. 2, с. 98—102.
10. Распространение плероцеркоидов широкого лентеца в рыбах Финского залива.— Изв. Ленингр. ихтиол. ин-та, 1931, т. 12, вып. 2, с. 104—112.
11. Über die Verbreitung der Plerocerkoide von Diphyllobothrium latum in den Fischen der Nevabucht.— Zoolog. Anzeiger, 1931, Bd 94, H 5—8, S. 139—147.
12. О роли рыб в распространении некоторых глистных заболеваний человека.— Рыбное хоз-во, 1931, № 1—2, с. 48—49.
13. Борьба с солитером в Карелии.— Карело-Мурманский край, 1931, № 7—8, с. 63—64. (совм. с В. А. Тарасовым).
14. Zur Struktur and Cytologie der Myxosporiden aus einigen Fischen des Weissen Meeres.— Archiv für Protistenkunde, 1932, Bd. 78, S. 543—556.
15. О заболевании рыб в рыбоводных форелевых хозяйствах Ленинградской области.— Рыбное хоз-во, 1932, № 11—12, с. 56—67.
16. О распространении личинок широкого лентеца в рыбах Карелии.— Тр. Бородинск. биолог. станции, 1933, т. 6, № 2, с. 4—26. (совм. с И. Е. Павловской).
17. О заражении рыб Онежского озера плероцеркоидами широкого лентеца.— Тр. Бородинск. биол. станции, 1933, т. 6, № 2, с. 71—75.
18. Die Bekämpfung des Diphyllobothrium latum in Karelien.— Archiv f. Schiffs u. Tropenhygiene, 1933, Bd. 37, H. 6, S. 307—315. (совм. с В. А. Тарасовым).
19. Versuche über die Ansteckung des Menschen mit verschiedenen Fischplerocerkoiden.— Archiv f. Schiffs u. Tropenhygiene, 1933, Bd. 37, H. 8, S. 370—372. (совм. с В. А. Тарасовым)
20. Propagation du large cestoide (Diphyllobothrium latum) et de ses plerocerkoid dans la region du Nord-Ouest (URSS).— Annal. de Parasitologie, 1933, T. 13, N 4, p. 327—337. (совм. с Е. Д. Болдырь).
21. Die Wirkung des Aufenthaltortes auf die Parasitenfaune des Lachses während seinen verschiedenen Lebensperioden.— Archiv für Hydrobiologie, 1933, Bd. 26, S. 659—673. (совм. с В. А. Догелем).
22. Опыт исследования паразитарной фауны беломорской семги в разные периоды жизни ее хозяина.— Вопр. экологии и биоценологии, 1935, вып. 1, с. 137—169. (совм. с В. А. Догелем).
23. Паразитофауна рыб Невской губы.— Тр. Лен. об-ва естествоисп., 1933, т. 62, вып. 3, с. 366—434. (совм. с В. А. Догелем).
24. Материалы по паразитологии рыб Карелии. I. Паразиты рыб района Кончозера.— Тр. Бородинск. биол. станции, 1935, т. 8, вып. 1, с. 15—78. (совм. с И. Е. Быховской-Павловской).
25. О заражении рыб Онежского озера плероцеркоидами широкого лентеца.— Тр. Бородинск. биол. станции, 1935, т. 8, вып. 1, с. 89—96. (совм. с В. Д. Болдырь).
26. Паразитарные заболевания форели в рыбоводных хозяйствах Ленинградской области.— Учен. зап. пед. ин-та им. Герцена, 1937, т. 4, вып. 2, с. 167—189.
27. Материалы по паразитологии рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера.— Учен. зап. пед. ин-та им. Герцена, 1940, т. 30, с. 133—184.
28. Фауна паразитов рыб рек Оби и Иртыша.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 87—96. (совм. с М. В. Мосевич и И. Г Щупаковым).
29. Паразитарные заболевания рыб Сибири и их рыбохозяйственное и медицинское значение.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 195—216. (совм. с О. Н. Бауером).
30. Зоогеографическая характеристика паразитов рыб Сибири.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 217—231. (совм. с О. Н. Бауером).

31. Борьба с заболеваниями форели в прудовых хозяйствах.— Изв. ВНИОРХ, 1948, т. 27, с. 244—246. (совм. с О. Н. Бауером).
32. К паразитофауне некоторых эндемичных рыб бассейна Дуная и Черного моря.— Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1952, т. 71, вып. 4, с. 82—85. (совм. с В. Н. Захваткиным).
33. Хорошее руководство (рецензия на книгу А. П. Маркевича «Паразитофауна пресноводных рыб УССР»).— Рыбное хоз-во, 1952, № 12, с. 54. (совм. с О. Н. Бауером).
34. Влияние акклиматизации рыбы на их паразитофауну.— Изв. ВНИОРХ, 1953, т. 32, с. 259—273. (совм. с О. Н. Бауером).
35. Влияние паразитарных заболеваний на упитанность рыб.— Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 2, с. 395—407 (совм. с Е. П. Когтевой).
36. Изменение паразитофауны рыб в связи с их акклиматизацией.— Тр. пробл. совещаний Зоол. ин-та АН СССР, 1954, вып. 4, с. 29—38.
37. Паразитофауна форелей водоемов Северного Кавказа.— Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1954, т. 72, вып. 4, с. 121—123.
38. Итоги и очередные задачи изучения заболеваний рыб во внутренних водоемах Карело-Финской ССР.— В кн.: Материалы совещания по проблеме повышения рыбной продуктивности внутренних водоемов Кар.-Фин. ССР, 1954, с. 172—177.
39. О взаимоотношении между некоторыми паразитами рыб.— В кн.: 8-е совещание по паразитологическим проблемам (тез. докл.). М., изд. АН СССР, 1955, с. 124—125.
40. Некоторые итоги и очередные задачи изучения заболеваний рыб в прибалтийских советских республиках.— Тр. АН ЛитССР, сер. биол., 1955, вып. 2, с. 131—139. (совм. с В. Н. Догелем).
41. Зараженность печени балтийской трески круглыми червями.— Тр. АН ЛитССР, сер. биол., 1955, вып. 2, с. 119—125. (совм. с С. С. Шульманом).
42. К вопросу о паразитоценозах у рыб.— Тр. Зоол. ин-та, 1955, т. 21, с. 44—52.
43. Рецензия на книгу Х. С. Горегляда «Болезни и вредители рыб». Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 4, с. 621—623. (совм. с 5 авторами).
44. Acta Hydrobiologica Sinica. Рецензия.— Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 2, с. 305—306. (совм. с О. Н. Бауером, Е. Д. Болдырь).
45. Die Erforschung der Fischkrankheiten in der Sowjetunion.— Zeitschr. für Fischerei., 1957, Bd. 5 (N. F.), H. 3—4, S. 235—246.
46. Личинки трематод в рыбах Советского Союза.— В кн.: Совещание по болезням рыб (тез. докл.). М., изд. АН СССР, 1957, с. 19—20. (совм. с И. Е. Быховской-Павловской).
47 В. А. Догель и его роль в изучении паразитов и болезней рыб.— В кн.: Совещание по болезням рыб (тез. докл.). М., изд. АН СССР 1957, с. 23—24. (совм. с Б. Е. Быховским и Ю. И. Полянским).
48. Итоги и перспективы работ советских паразитологов на внутренних водоемах СССР.— В кн.: Совещание по болезням рыб (тез. докл.). М., изд. АН СССР, 1957, с. 81—82.
49. О ржаво-пятнистом заболевании речных раков (Astacus).— Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1957, т. 73, вып. 4, с. 208—212.
50. Работы члена-корреспондента АН СССР профессора В. А. Догеля по паразитологии рыб.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 7—13. (совм. с Б. Е. Быховским).
51. Обзор работ лаборатории болезней рыб ВНИОРХ за 25 лет.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 14—39. (совм. с В. А. Догелем).
52. О заболевании рыб Белого Озера.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 278—282.
53. Паразитофауна сельдевых рыб Черного моря.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 304—314.
54. Ресничные черви среди икры лосося на рыбоводном заводе.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 327.
55. Водянка и перешнуровывание желточного мешка у личинок невского лосося.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 327—328.
56. К вопросу о причине гибели линей в озерах Литовской ССР.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 331—332.
57 О паразитах салаки.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 352.
58. Паразиты рыб Браславских озер Белоруссии.— Изв. ВНИОРХ, 1957, т. 42, с. 337—338. (совм. с М. П. Поздняковой (Вихровой) и С. С. Шульманом).
59. Всесоюзное совещание по болезням рыб.— Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 12, с.

60. Паразитарные заболевания лососевых рыб на рыбоводных заводах и хозяйствах.— Вопр. ихтиологии, 1958, вып. 10, с. 162—171.
61. Изменения паразитофауны рыб при их акклиматизации.— В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., Изд. ЛГУ, 1958, с. 256—267.
62. Паразитарные заболевания рыб в промысловых водоемах СССР.— В кн.: Основные проблемы паразитологии рыб. Л., Изд. ЛГУ, 1958, с. 301—321. (совм. с С. С. Шульманом).
63. Предстъящи задачи в изследованеть на паразите по рибите.— Рибно стъпанство, 1958, № 6, с. 15—16 (Болгария).
64. К методике изучения паразитофауны рыб в водохранилищах.— В кн.: Всесоюзное совещание по вопросам рыбохозяйственного освоения водохранилищ (тез. докл). М., 1958, вып. 2, с. 72—73.
65. Член-корреспондент АН СССР профессор В. А. Догель — лауреат Ленинской премии.— Научно-техн. бюллетень ВНИОРХ, 1958, № 6—7, с.
66. Acta Hydrobiologica Sinica, 1956, N 2. Рецензия.— Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 3, с. 474—475. (совм. с Е. Д. Болдырь).
67. Constatuirea unionala priritoere la bolile peshlor.— Ana Romino-Sovietice.— Seria biologie, 1958, vol. 3 (38), p. 162—163.
68. Паразиты и болезни промысловых рыб.— В кн.: Разведение и болезни промысловых рыб (пер. Г К. Петрушевского). М., Пищепромиздат, 1958. 110 с.
69. В. А. Догель (некролог).— Рыбное хоз-во, 1955, № 9, с. 64.
70. Достоверность количественных показателей при изучении паразитофауны рыб.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1960, т. 19, с. 333—334. (совм. с М. Г Петрушевской).
71. Некоторые итоги изучения распространения паразитофауны рыб в Советском Союзе.— Сб. докл. на II пленуме комиссии по рыбохоз. исслед. запад. части Тихого океана, М., 1962, с. 232—235.
72. Распространение личинок сосальщиков в рыбах фауны Советского Союза.— Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1963, т. 21, с. 140—202. (совм с И. Е. Быховской-Павловской).

Литература о Ю. К. Петрушевском

1. *Bauer O. N.* G. K. Petruzewski.— Wiadomosci parazytologieznae. Rokv 1959, N 6, p. 595—596. (некролог).
2. *(Некролог).* Петрушевский Ю. К.— Изв. ГосНИОРХ, 1959, т. 49, с. 222—225.
3. *Шульман С. С.* Юрий Кузьмич Петрушевский и его роль в развитии экологической паразитологии рыб.— Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 80, с. 178—180.

ROLE OF G. K. PETRUSHEVSKI IN THE RISE AND DEVELOPMENT OF THE ECOLOGICAL PARASITOLOGY

O. N. Bauer, Yu. A. Strelkov, S. S. Shulman

SUMMARY

Dr. G. K. Petrushevski was the nearest pupil and collaborator of Prof. V A. Dogel, the founder of the ecological parasitology. Several investigations in this new field of knowledge they have done in common. Contribution of Petrushevski in the field of fish parasitology is of high importance.

РЕФЕРАТЫ

УДК 576.89:591.69:597.5

Популяционная экология паразитов рыб: некоторые итоги и перспективы. **Бауер О. Н.** — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 4—12 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Рассмотрено состояние советских исследований по популяционной биологии паразитов рыб, осуществленных за последние годы. В СССР накапливается материал по определению численности популяции некоторых видов, по ее возрастной и пространственной структуре, по плодовитости и иммиграции. Исследования велись по паразитам как с прямым (*Dactylogyrus amphibothrium* и др.), так и со сложным (*Diplostomum* sp. sp., *Bunodera luciopercae*, *Acanthocephalus lucii* и др.) развитием. *Библ. 33.*

УДК 576.89:595.133:595.373.1.31

Asellus aquaticus — промежуточный хозяин скребня Acanthocephalus lucii: динамика численности, структура популяции и зараженность скребнем. **Серов В. Г** — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 13—24 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

В течение 2 лет (1982—1983 гг.) исследовалась динамика численности, структура и зараженность скребнем *Acanthocephalus lucii* популяции водяного ослика *Asellus aquaticus* одного из пойменных водоемов Белорусского Полесья. Установлены два пика численности ослика — весенний и осенний. Зараженность его скребнем носит четко выраженный сезонный характер. Максимум приходится на осень. Отмечается отсутствие зараженности у рачков менее 4 и более 10 мм длиной. Рассматриваются сезонные изменения частот инвазии скребнем в различных размерных группах рачка. Приводятся данные по абсолютной численности и биомассе акантелл скребня в популяции промежуточного хозяина. *Табл. 3, ил. 5, библ. 16.*

УДК 576.89:595.132:582.542.1

Влияние некоторых свойств почвы на паразито-хозяинную систему фитонематоды и растения «Pratylenchus flakkensis — Poa pratensis». **Рысс А. Ю.** — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 25—40 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Обнаружено, что при пересадке зараженных *Pratylenchus flakkensis* растений мятлика *Poa pratensis* из почвы в песок происходит денематизация растений. Выяснена природа этого явления. Показано, что сохранение инвазии зависит от ряда свойств почвы и растения, которые рассматриваются как барьеры стабилизации пратиленхид в системе «растение—почва». *Ил. 13, библ. 3.*

УДК 576.895.1:595.121:597.1

Нервная система Discocotyle sagittata и Axine belones (Monogenea, Mazocraeidea). **Тимофеева Т. А.** — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 41—49 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Методом выявления холинэстераз исследована нервная система взрослых моногеней *Discocotyle sagittata* и *Axine belones*. Нервная система ортогонального типа с 3 парами продольных стволов, связанных большим числом правильных кольцевых комиссур. У Mazocraeidea отмечается образование особого «буккального кольца», образованного передней частью фронтального полукольца и передней вентраль-

ной комиссурой. Последняя связывает передние ветви вентральных нервов с фронтальным полукольцом. «Буккальное кольцо» окружает область расположения буккальных присосок и ротового отверстия Mazocraeidea. Прикрепительный диск иннервируется мощными дисковыми нервами, являющимися непосредственным продолжением вентральных стволов, но принимающими также ветви латеральных и дорсальных стволов. От дисковых нервов отходят радиальные нервы, иннервирующие клапаны и срединные крючья. *Ил. 3, библ. 16.*

УДК 576.895.1:595.122.1:597.5

О ресничном покрове и сенсиллах плавающей личинки Dactylogyrus vastator Nybelin, 1924 (Monogenea). Владимиров В. Л., Гусев А. В. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 50—54 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Приведены подробные данные по числу и местоположению сенсилл и ресничных клеток у личинки *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924. Число и расположение этих образований является стойким видовым признаком. *Ил. 2, библ. 7*

УДК 576.895.1:595.122.1:597.442

Ресничные клетки и хетотаксия личинок Nitzschia sturionis (Abilgaard, 1794) (Monogenea, Capsalidae). Гусев А. В., Тимофеева Т. А. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л., изд Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 55—61 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Приведены данные о числе и расположении ресничных покровных клеток и сенсилл у личинок *Nitzschia sturionis*. Полученные результаты сравниваются с аналогичными данными по другим видам капсалид. Впервые для низших моногеней отмечена пара мелких покровных клеток в области ротового отверстия. Их функция неясна. *Ил. 2, библ. 9.*

УДК 576.895.1:595.122.1:597.442

Ресничные клетки и хетотаксия покровов личинки Diclybothrium armatum Leuckart, 1835 (Monogenea, Diclybothriidae) — паразита осетровых рыб. Гусев А. В., Слюсарев Г С. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 62—69 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Приведены данные о расположении и числе ресничных клеток и сенсилл у свободноплавающих личинок *Diclybothrium armatum*. Отмечено постоянство числа и расположения ресничных клеток и основных сенсилл. Число и расположение ресничных клеток больше похоже на таковое у низших моногеней, чем у большинства групп высших. Наличием двух типов ресничных клеток (крупных и мелких) они отличаются от личинок почти всех моногеней, однако число и расположение крупных клеток и основных сенсилл спинной стороны — как у гексоботриид. Обсуждается филогенетическое значение указанных структур. *Ил. 3, библ. 6.*

УДК 576.895.1:595.122.1:597.5

Некоторые особенности строения пищеварительной системы моногеней. Герасев П. И., Юнчис Л. А. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 70—93 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

На основании собственных данных рассматривается строение пищеварительной системы некоторых низших моногеней. Обсуждаются литературные и собственные

данные по строению гастродермиса моногеней в зависимости от питания их либо кровью либо слизью и эпителием хозяев. *Ил. 12, библ. 30.*

УДК 576.895.122.2:595.122.2:599.42

Тонкое строение тегумента представителей двух семейств трематод Allassogonoporidae и Lecithodendriidae (Plagiorchiida). Подвязная И. М. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 94—104 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Изучалось тонкое строение покровов гермафродитного поколения двух видов трематод из летучих мышей *Prosthodendrium* sp. (Lecithodendriidae) и *Allassogonoporus amphoraeformis* (Allassogonoporidae). Различаясь по ряду признаков (строение шипиков, типы секрета и др.), тегумент обоих видов в целом имеет много сходного и хорошо вписывается в общую схему строения покровов мариты. Подобное сходство, вероятно, является следствием общей среды обитания червей и эволюционной близости семейств Allassogonoporidae и Lecithidendriidae. На основе полученных данных высказано предположение о преобладании защитной функции тегумента у этих червей. *Ил. 6, библ. 24.*

УДК 576.895.121:595.121.598.422.1

Цестоды чаек (Larus) Куршской косы. Галкин А. К. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР 1986, с. 105—118 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

У обследованных в 1957—59 гг. птиц (*Larus ridibundus* — 41 экз., *L. fuscus* — 12 экз., *L. canus* — 9 экз. и *L. argentatus* — 1 экз.) обнаружено 11 видов цестод. Описывается морфология некоторых менее изученных видов червей (*Tetrabothrium cylindraceus*, *Echinocotyle multiglandularis*, *Microsomacanthus ductilis*), исследованы онкосферы *Paricterotaenia porosa*. Сравнивается фауна цестод разных видов чаек, обсуждаются особенности фауны трематод и цестод этих птиц. *Ил. 7, библ. 32.*

УДК 576.895.121:595.121:598.442.2

О фауне цестод поганок (Podiceps) Куршской косы. Галкин А. К. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 119—127 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

У обследованных птиц (большая поганка — 1 экз., малая поганка — 1 экз.) отмечено 3 вида цестод: *Tatria acanthorhyncha*, *Confluaria furcifera*, *C. podicipina*. Описана морфология червей, обсуждается вопрос о типовом виде рода *Confluaria* Spasskaja, 1966. Приведен краткий обзор фауны цестод поганок. *Ил. 3, библ. 22.*

УДК 576.895.121:595.121:597.553.2

Изменчивость крючьев онкосфер цестод рода Proteocephalus (Proteocephalata, Proteocephalidae) — паразитов рыб оз. Байкал. Русинек О. Т. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 128—133 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

На оз. Байкал проведено исследование морфологии эмбриональных крючьев 3 видов цестод рода *Proteocephalus* для выяснения возможностей применения ее в систематике. Сравнение средних значений размеров крючьев протеоцефалид Байкала показало, что различия между видами незначительны и составляют 182 мкм. Для анализа размерной структуры крючьев были составлены гистограммы по показателю их общей длины. Оказалось, что каждый вид протеоцефалид в Байкале имеет вполне

определенную структуру крючьев. Статистический анализ этих данных позволил установить достоверные отличия между видами. *Ил. 2, табл. 2, библ. 11.*

УДК 576.893.1:593.194:597.5

Миксоспоридии рыб Кольского полуострова. Митенев В. К. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 134—154 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т 155).

У рыб 7 озер, 3 водохранилищ и 8 рек установлены 49 видов миксоспоридий. Распределение миксоспоридий по водоемам определяется составом ихтиофауны и других гидробионтов, а также разнообразием гидрологического режима и других абиотических факторов. Обнаруженные здесь виды (*Myxobolus obesus*, *M. rutili*, *M. macrocapsularis*, *M. cyprini*, *M. cyprinicola*) с типично теплолюбивых рыб, но не обитающих на полуострове, указывает на высокую приспособляемость миксоспоридий к суровым климатическим условиям. В экстремальных условиях северной границы ареала пресноводных миксоспоридий адаптация их выражается иногда в переходе отдельных видов на не свойственных им рыб. *Ил. 1, табл. 4, библ. 29.*

УДК 576.89.3:595.34:597.585.2

Паразитические копеподы (Crustacea, Copepoda) рыб рода Sebastes (Scorpaenidae). Казаченко В. Н. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л., изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 155—169 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Обследовано 768 экз. рыб рода *Sebastes*, относящихся к 23 видам; из них было заражено 278, что составляет 36,2%. С учетом собственных и литературных данных у рыб рода *Sebastes* зарегистрировано 32 вида, 16 родов, 8 семейств копепод; 16 видов копепод являются специфичными для рыб рода Sebastes; для 7 видов копепод зарегистрированы новые хозяева. *Табл. 1, библ. 92.*

Роль Г. К. Петрушевского в возникновении и развитии экологической паразитологии. Бауер О. Н., Стрелков Ю. А., Шульман С. С. — В кн.: Морфология, систематика и фаунистика паразитических животных. Л. изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1986, с. 170—181 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 155).

Г К. Петрушевский был ближайшим сотрудником и учеником В. А. Догеля, разработавшего основы экологической паразитологии. Ряд исследований, положивших начало этому новому направлению в паразитологии, опубликован ими совместно. Существенный вклад Г К. Петрушевского в ихтиопаразитологию способствует ее развитию до настоящего времени.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие . 3

Бауер О. Н. Популяционная экология паразитов рыб: некоторые итоги и перспективы . 4

Серов В. Г *Asellus aquaticus* — промежуточный хозяин скребня *Acanthocephalus licii*: динамика численности, структура популяции и зараженность скребнем. . 13

Рысс А. Ю. Влияние некоторых свойств почвы на паразито-хозяиную систему фитонематоды и растения «Pratylenchus flakkensis — Poa pratensis» 25

Тимофеева Т А. Нервная система *Discocotyle sagittata* и *Axine belones* (Monogenea, Mazocraeidea) 41

Владимиров В. Л., Гусев А. В. О ресничном покрове и сенсиллах плавающей личинки *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924 (Monogenea) . 50

Гусев А. В., Тимофеева Т А. Ресничные клетки и хетотаксия личинок *Nitzschia strurionis* (Abilgaard, 1794) (Monogenea, Capsalidae) 55

Гусев А. В., Слюсарев Г С. Ресничные клетки и хетотаксия покровов личинки *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (Monogenea, Diclybothriidae) — паразита осетровых рыб . 62

Герасев П. И., Юнчис Л. А. Некоторые особенности строения пищеварительной системы моногеней . 70

Подвязная И. М. Тонкое строение тегумента представителей двух семейств трематод Allassogonoporidae и Lecithodendriidae (Plagiorchiida) 94

Галкин А. К. Цестоды чаек (*Larus*) Куршской косы 105

Галкин А. К. О фауне цестод поганок (*Podiceps*) Куршской косы 119

Русинек О. Т Изменчивость крючьев онкосфер цестод рода *Proteocephalus* (Proteocephalata, Proteocephalidae) — паразитов рыб оз. Байкал 128

Митенев В. К. Миксоспоридии рыб Кольского полуострова . . . 134

Казаченко В. Н. Паразитические копеподы (Crustacea, Copepoda) рыб рода *Sebastes* (Scorpaenidae). 155

Бауер О. Н., Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Роль Г К. Петрушевского в возникновении и развитии экологической паразитологии 170

Рефераты 182

CONTENTS

Preface 3
Bauer O. N. Population ecology of fish parasites, some results and perspectives 4
Serov V G. Asellus aquaticus — intermediate host of the acanthocephalan *Acanthocephalus lucii*: dynamics of the abundance, population structure and acanthocephalan infection . . . 13
Ryss A. Yu. Influence of some soil characteristics on the host-parasite system consisting of plant parasitic nematode and plant «Pratylenchus flakkensis — Poa pratensis» . . 25
Timofeeva T A. Nervous system of *Discocotyle sagitata* and *Axine belones* (Monogenea, Mazocraeidea) 41
Vladimirov V. L., Gusev A. V On the cilia tegument and sensills of the oncomiracidium of *Dactylogyrus vastator* Nybelin, 1924, (Monogenea) 50
Gusev A. V., Timofeeva T. A. Cilia cells and chetotaxy of *Nitzschia sturionis* (Abildgaard, 1794)-larvae (Monogenea, Capsalidae) . . . 55
Gusev A. V., Slusarev G. S. Cilliated cells and chetotaxy of oncomiracidium tegument of *Diclybothrium armatum* Leuckart, 1835 (Monogenea, Diclybothriidae) — parasite of acipenserid fishes . . 62
Gerasev P. I., Juntschis L. A. Some peculiarities of the structure of the digestive sistem of the monogeneans . . 70
Podvyaznaya I. M. Surface ultrastructure of two species of Allassogonoporidae and Lecithodendriidae (Trematoda, Plagiorchiida) 94
Galkin A. K. Cestodes of gulls (*Larus*) of the Kurish Spit 105
Galkin A. K. On the cestode fauna of grebes (*Podiceps*) of the Kurish Spit 119
Rusinek O. T. Variability of oncospher hooks of the genus *Proteocephalus* (Cestodes, Proteocephalidae) parasites of Baikal lake fishes 128
Mitenev V. K. Myxosporidia of fish of Kola peninsula . 134
Kazachenko V N. Parasitic copepods (Crustacea, Copepoda) on fish of genus *Sebastes* (Scorpaenidae) 155
Bauer O. N., Strelkov Yu. A., Shulman S. S. Role of G. K. Petrushevski in the rise and development of the ecological parasitology 170
Abstracts 182

МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА И ФАУНИСТИКА ПАРАЗИТИЧЕСКИХ ЖИВОТНЫХ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 155

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР

План 1986 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *С. Е. Станкевич*

Подписано к печати 12.12.86. М-19027. Формат $60 \times 90^1/_{16}$. Печать офсетная. Бумага тип. Гарнитура литер. Объем 11,75 п. л., 10,93 усл.-печ. л., 10 уч.-изд. л. Тираж 800 экз.
Заказ № 2751 Цена 1 р. 60 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1

Типография № 2 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр. 55

ИЛЛЮСТРАЦИИ

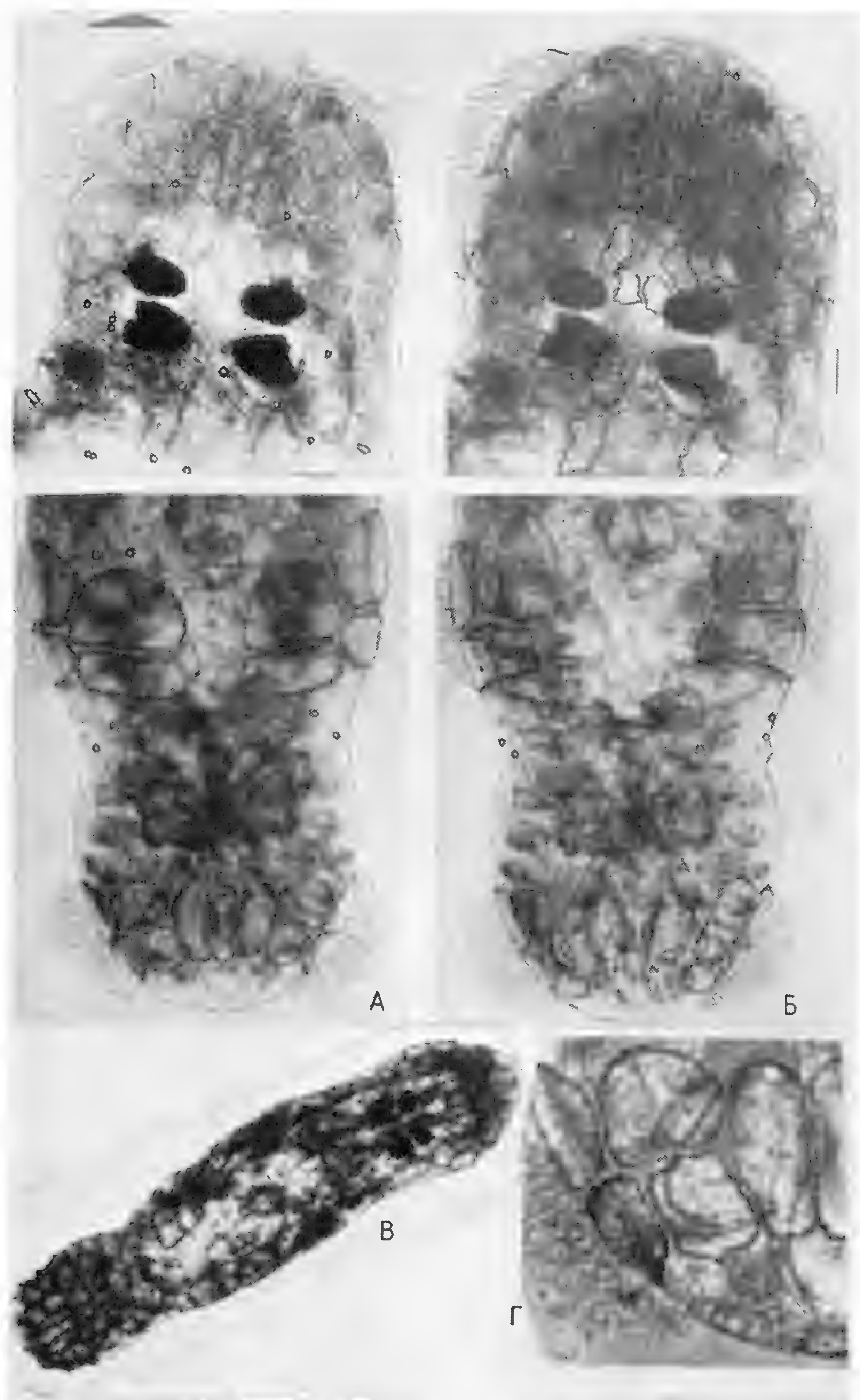


Рис. 3. Микрофотографии участков тела посеребренных личинок.

А — передняя и задняя части тела со спинной стороны, *Б* — то же с брюшной стороны, *В* — общий вид личинки, *Г* — левый задний участок диска со спинной стороны.

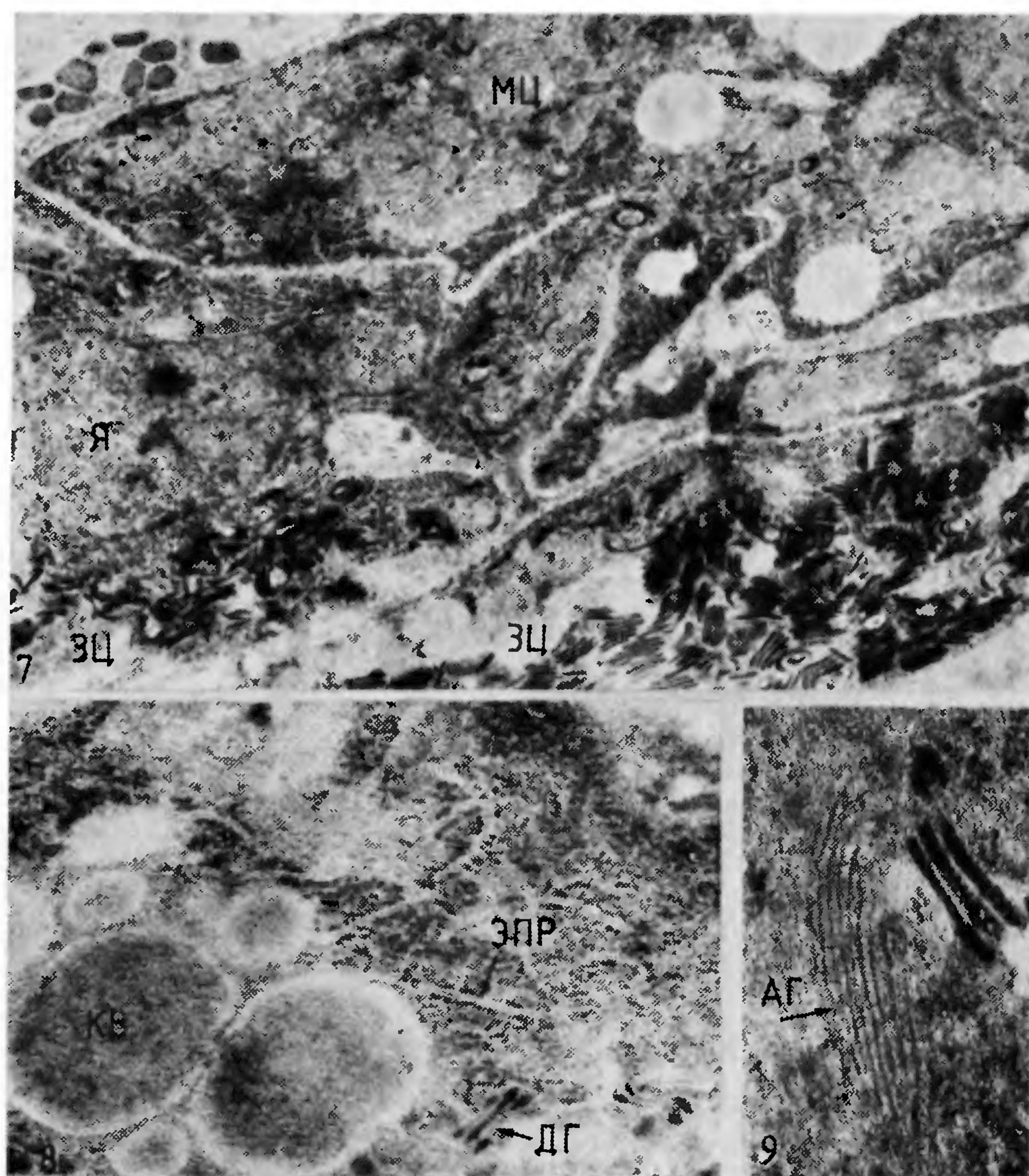


Рис. 7—9. Цитоны *Prosthodendrium sp.*

7 — *зц* — зрелый цитон с дисковидными гранулами, *мц* — молодые цитоны с круглыми включениями и дисковидными гранулами, *я* — ядро цитона, увел. 28 000; 8 — *кв* — круглые включения, *эпр* — эндоплазматический ретикулум, *дг* — дисковидные гранулы, увел. 50 000; 9 — аппарат Гольджи в цитоне, увел. 65 000.

К статье И. М. Подвязной, с. 94—104

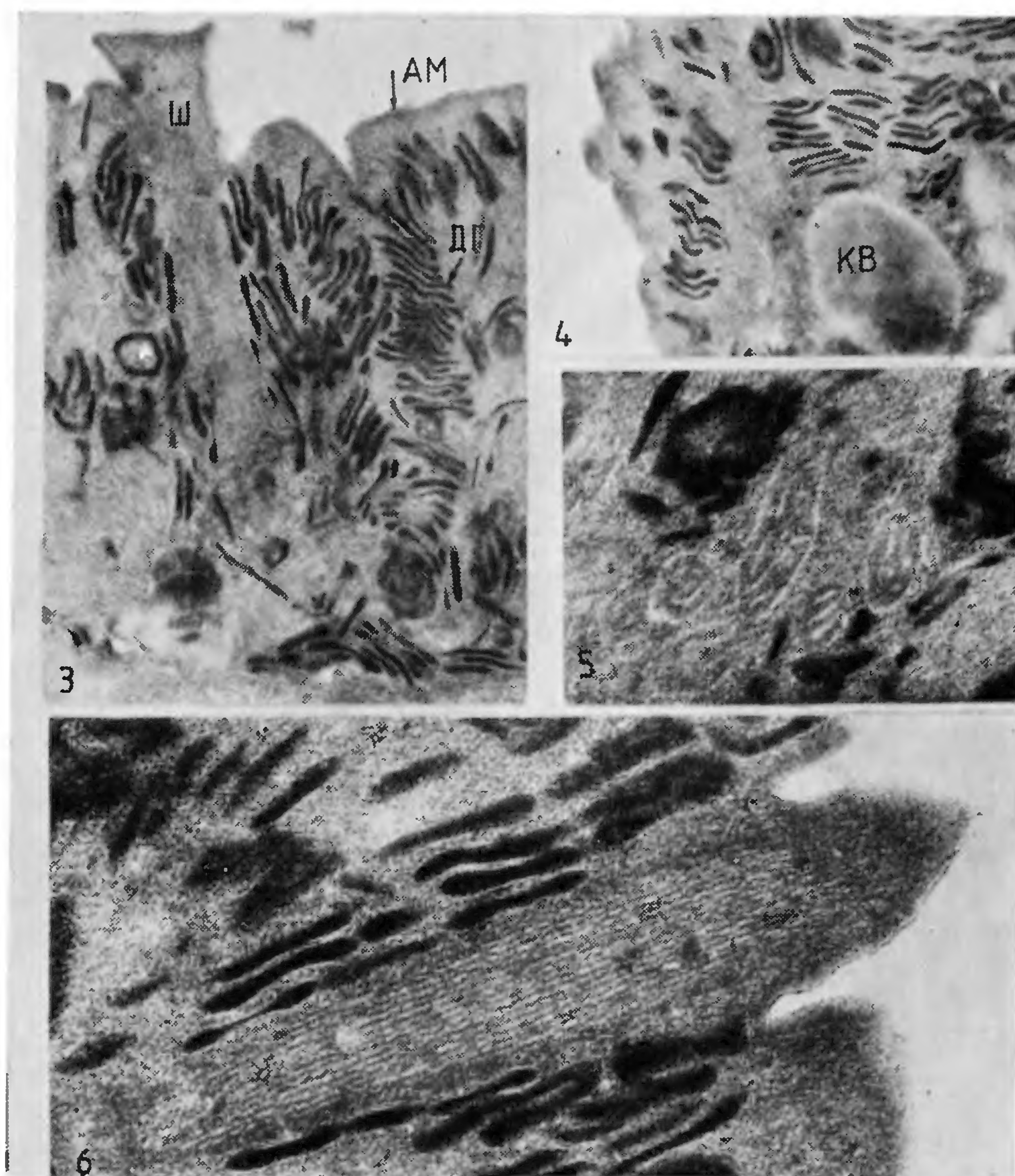


Рис. 3—6. Тегумент *Prosthodendrium sp.*

3 — *ш* — шипик, *дг* — дисковидные гранулы, *ам* — апикальная мембрана, увел. 40 000; 4 — участок тегумента с круглым включением, увел. 48 000; 5 — митохондрии в тегументе, увел. 65 000; 6 — продольная исчерченность шипика, увел. 100 000.

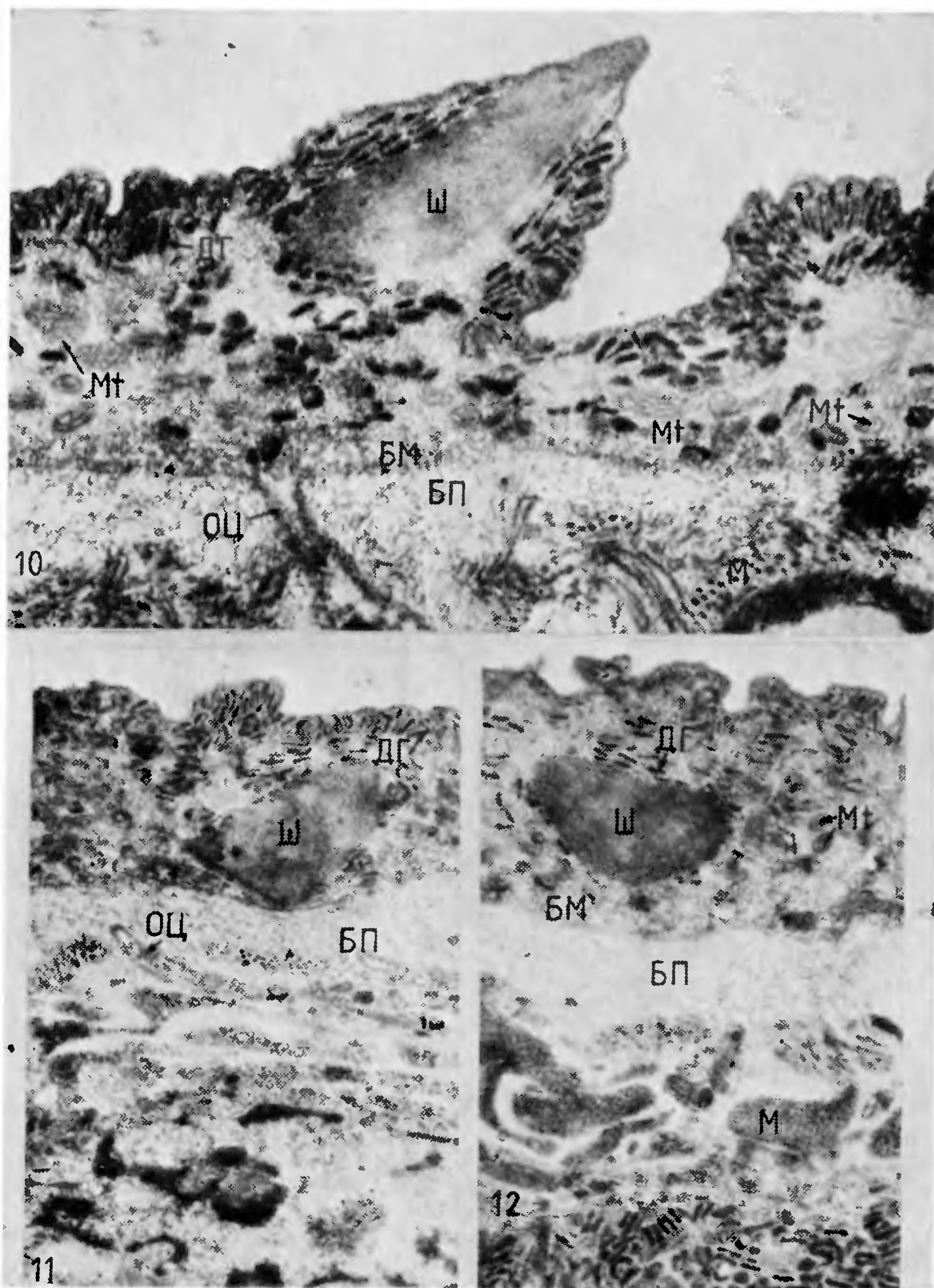


Рис. 10—12. Тегумент *Allassogonoporus amphoraeformis.*

10 — *ш* — шипик, *дг* — дисковидные гранулы, *мт* — митохондрии, *бм* — базальная мембрана, *бп* — базальная пластинка, *м* — мышцы, *оц* — отросток цитона, увел. 26 000; 11, 12 — участки тегумента, обозначения те же, увел. 15 000, 20 000

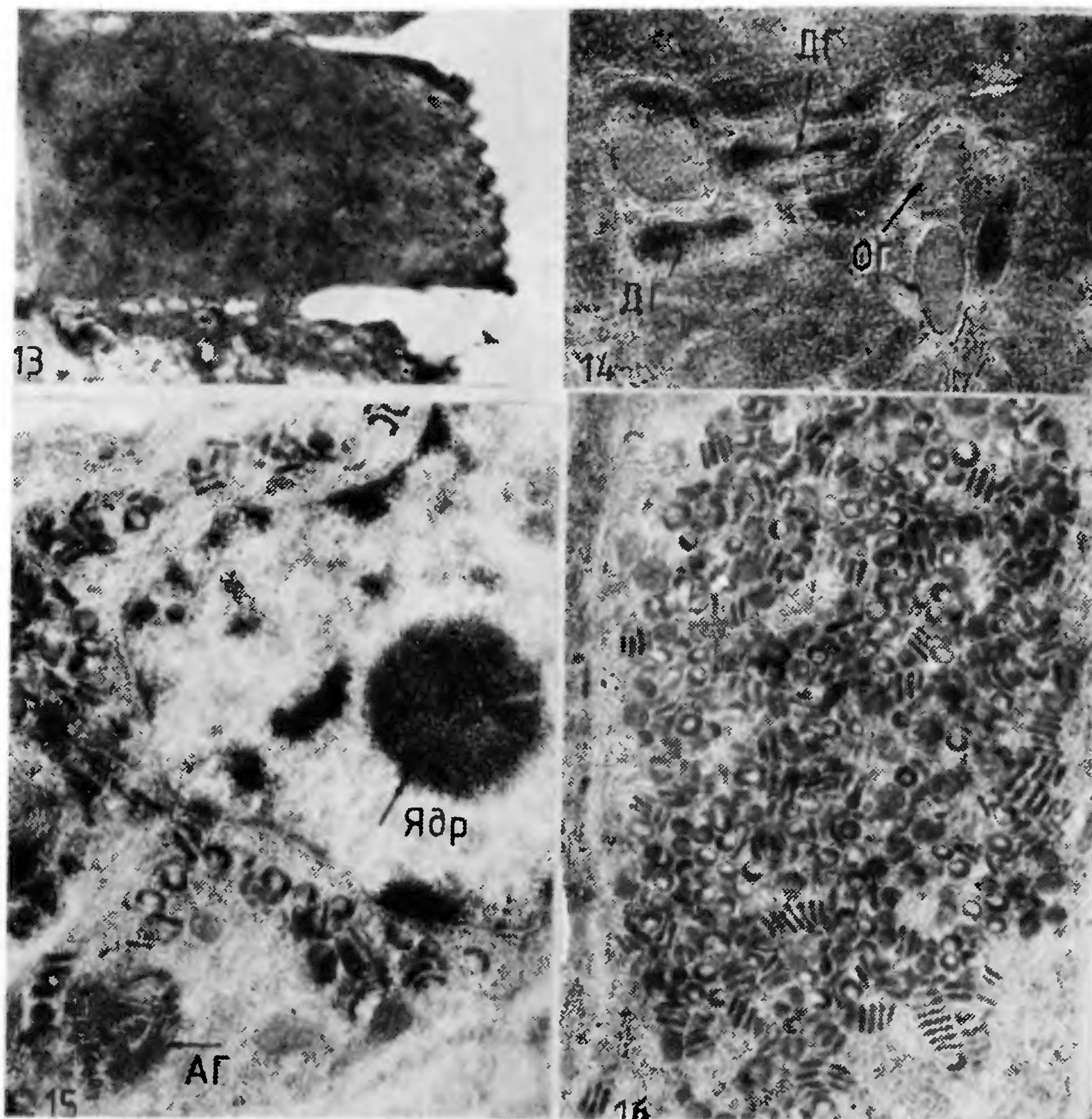


Рис. 13—16. Тегумент и цитоны *Allossogonoporus amphoraeformis*.

13 — шипик, увел. 15 000; 14 — *дг* — дисковидные гранулы тегумента, *ог* — овальные гранулы тегумента, увел. 130 000; 15 — участок цитона, *ядр* — ядрышко, *аг* — аппарат Гольджи, увел. 26 000; 16 — участок зрелого цитона, увел. 20 000.